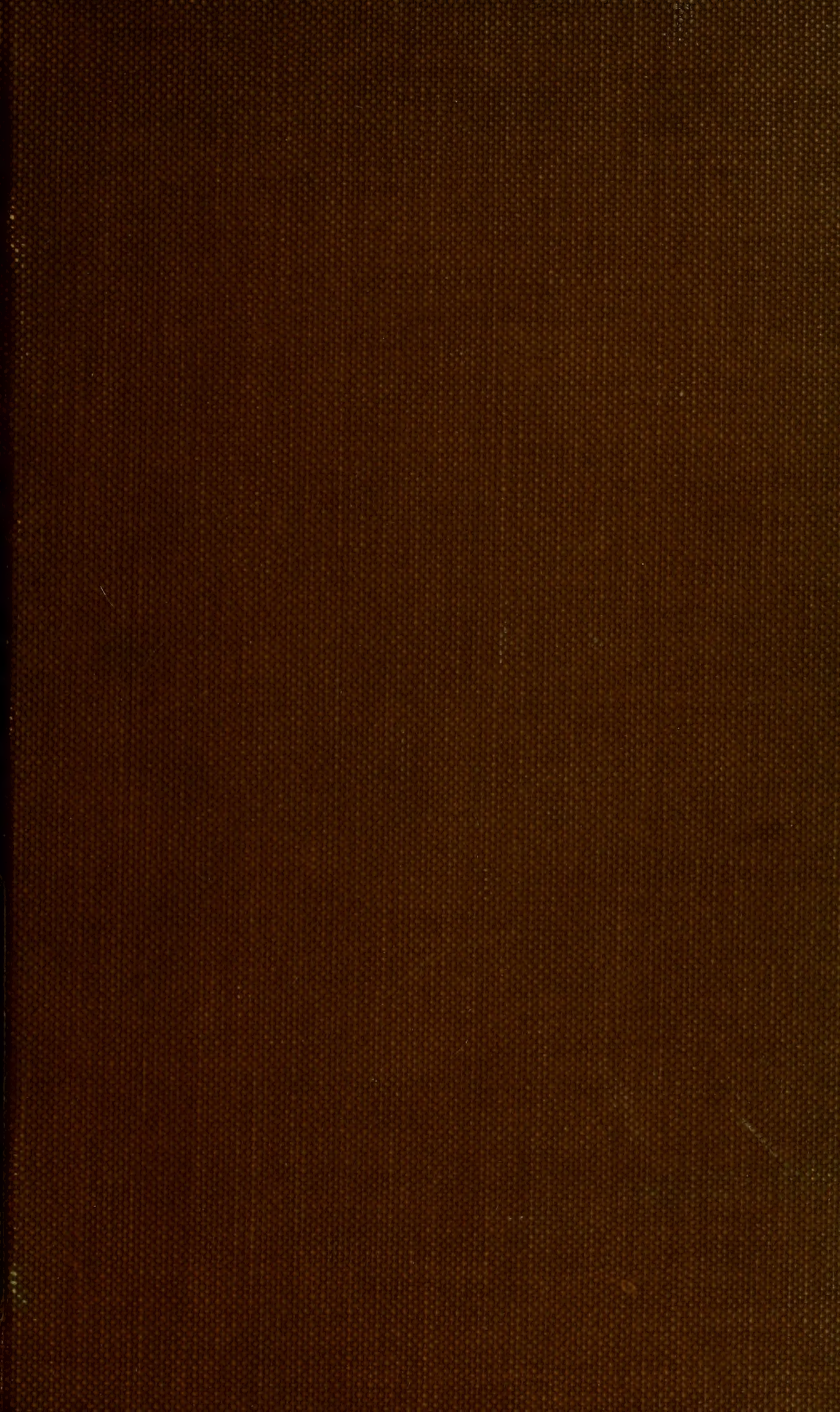
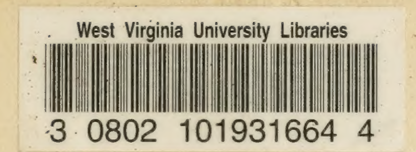
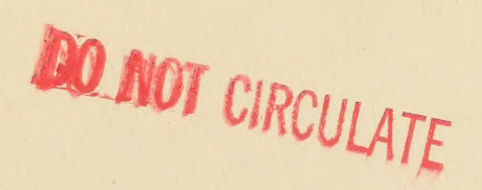



MOYER AND ADELE FLEISHER





VERGLEICHENDE

MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE

DER

PILZE

MYCETOZOEN UND BACTERIEN

VON

A. DE BARY
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT 198 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1884.



VERGLEICHENDE MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER PILZE MYCETOZOEN UND BACTERIEN

VON

A. DE BARY
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT 198 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1884.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Vorrede.

Unter dem Titel Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten habe ich im Jahre 1866 ein Buch veröffentlicht als 2. Band des von Hofmeister angeregten Handbuchs der physiologischen Botanik. Dasselbe sollte eine geordnete kritische Darstellung geben von dem damaligen Stande der Kenntnisse auf den durch seinen Titel bezeichneten Gebieten. Es hatte seine Fehler und Mängel; auch den äusserlichen des — ohne meine Schuld — ausgebliebenen Registers. Es hat nichtsdestoweniger seinen Nutzen gehabt, Fortschritte angebahnt und günstige Aufnahme gefunden.

In Folge hiervon ist schon seit Jahren von vielen Seiten die Aufforderung an mich ergangen, eine neue Auflage zu bearbeiten. Anderweitige Beschäftigungen und Pflichten liessen mich lange nicht dazu kommen; sie haben auch später die begonnene Arbeit oft unterbrochen und verzögert. Als ich dann, vor etwa 4 Jahren, der Aufgabe näher trat, stellte sich heraus, dass eine neue Auflage im strengen Sinne des Wortes schwerlich das sein werde, was zeitgemässen Wünschen entspricht; und hiernach entstand, in dem Maasse als die Arbeit fortging ein neues Buch, welches nur theilweise als neue Auflage des frühern gelten kann, wenn dieses auch in dem vorliegenden, der Kürze halber immer als erste Auflage citirt ist.

Die Gründe für die Veränderung ergaben sich aus der beträchtlichen Vermehrung des zu bearbeitenden Materials. Vor achtzehn Jahren war es

relativ leicht ausführbar, den Stand der morphologischen sowohl als der physiologischen Kenntnisse von den Pilzgebieten auf mässigem Raum eingehend darzustellen. Seitdem ist das Material gewaltig gewachsen, mit ihm die Zahl der zu discutirenden Fragen und Controversen; eine Darstellung, welche über das knappe Lehrbuchmaass hinausgehen soll, nimmt grossen Umfang an, Arbeitstheilung ist daher erwünscht.

Die Pilzphysiologie im strengen Sinne hat nun ausführlichere Zusammenfassungen erfahren, einestheils in den allgemeinen Darstellungen der Pflanzenphysiologie, Sachs und Pfeffer voran, anderntheils in der umfangreichen neuern Litteratur der Gährungschemie. Den morphologischen Verhältnissen ist eine eingehende kritische Zusammenfassung neuerdings nicht zu Theil geworden. Indem ich diese hier gebe, und das streng physiologische Gebiet meist nur mit kurzen Hinweisungen berühre, glaube ich dem vorliegenden Bedürfniss und dem Wunsche der meisten Leser am besten zu entsprechen.

Morphologische Bearbeitungen von grösserer Ausdehnung sind nun aber kaum irgendwo, und am wenigsten bei den Objecten dieses Buches, genügend ausführbar ohne stete Beziehung auf die Erscheinungen, welche man die biologischen zu nennen pflegt, Lebensgewöhnungen, Lebensanpassungen. Diese mussten daher auch eingehendere Behandlung erfahren und ihrerseits dann wiederum zur Berührung des physiologischen Gebiets führen.

Ich hätte die Veränderung vielleicht noch weiter führen und mancherlei anatomische und histiologische Details weglassen sollen, welche vor 18 Jahren zeitgemäss und nothwendig waren, bei dem heutigen Stande der Gesammtwissenschaft aber überflüssig, mindestens entbehrlich genannt werden könnten. Schaden können sie jedoch keinenfalls, nützen möglicher und wahrscheinlicher Weise. Ich habe daher von ihnen manches aus dem frühern Buche in dieses herübergenommen und, gleich manchen anderen Detailbeschreibungen, mit kleiner Schrift in den Haupttext eingeschaltet.

Eine Veränderung, welche ich habe eintreten lassen, kann und wird vielleicht getadelt werden. Sie besteht darin, dass der Abschnitt wegfällt, welcher von der Entstehung der Pilze, Myxomyceten und Bacterien handelte, und dass ich ein für allemal ausgehe von der Voraussetzung, dass

diese Gewächse nicht anders entstehen wie alle anderen, nämlich aus Keimen, welche je von Eltern gleicher Species abstammen und bei jeder Species bestimmten elterlichen Entwicklungsprocessen resp. Organen ihre Entstehung verdanken. Es ist bekannt, dass für die Objecte dieses Buches andere Ansichten gegolten haben und, wenigstens in engen Kreisen, auch heute gelten. Dass die Alten, von denen Ehrenberg's Epistola de Mycetogenesi berichtet, die Pilze nur für lusus naturae, nicht für Pflanzen hielten mag im Vorbeigehen bemerkt sein. Es bestehen aber auch Meinungen, nach welchen Pilze und Bacterien zwar wohl Pflanzen sind, aber entstehen oder entstehen können durch spontane oder durch heteromorphe Zeugung, Urzeugung oder Heterogenie, das heisst aus unorganisirter, lediglich die chemischen Voraussetzungen für Organisation zeigender Substanz, wie Krystalle in der Mutterlauge; oder aber aus allerdings organisirten, aber von anderen Organismen, als etwa Pilze und Bacterien sind, abstammenden Anfängen. Die erste dieser Vorstellungen bedarf hier keiner weiteren Erläuterung. Die andere findet für den Specialfall der Spross- und Hefepilze im V. Capitel (S. 292) Erörterung. Sie formulirt sich allgemein so, dass Formbestandtheile lebender, höheren Organismen angehöriger Zellen, »Bläschen, Körner«, etwa Mikrosomen nach neuester Terminologie, nach dem Absterben des lebenden Körpers, dessen Theilchen sie sind, ein selbständiges Leben weiterzuführen und sich unter geeigneten Bedingungen zu Pilz- und Bacterienformen zu entwickeln vermögen. Dass diese dann auch ihre specifischen Keime und aus diesen specifisch gleiche Nachkommenschaft entwickeln, braucht dabei nicht ausgeschlossen zu sein. H. Karsten und seine Anhänger vertreten solche Anschauungen. In diesen Tagen ist A. Wigand für sie aufgetreten. Ihre consequenteste Ausbildung hat sie gefunden in A. Béchamps Theorie von den Mikrozymen. Das sind sehr kleine Körperchen, »granulations moléculaires«, in dem Körper (Protoplasma) der Thiere und Pflanzen verschiedenster Art und Organisationsstufe enthalten; den Mutterorganismus in selbständiger Weiterentwicklungsfähigkeit nicht nur überlebend, sondern auch von fast unbegrenzter Dauerhaftigkeit, derart, dass sie durch geologische Perioden in dem Gestein z. B. der Kreide entwicklungsfähig bleiben. In geeignetem Medium bilden sich dann aus diesen Mikrozymen Bacterien, Sprosspilzformen u. s. w.

Ihren allverbreiteten Ursprungsorten entsprechend sind die Mikrozymen auch überall vorhanden. Béchamp hat seine Theorie in den Berichten der Pariser Academie seit 20 Jahren vorgetragen, er hat eine Zusammenstellung derselben in den Verhandlungen des Londoner medicinischen Congresses von 1881 gegeben und in einem neuen grossen Buche: Les Microzymas dans leurs rapports avec l'hétérogénie, l'histiogénie, la physiologie et la pathologie (Paris 1883, 992 S., 5 Taf. 8°).

Theorien der bezeichneten und ähnlicher Art kommen mit Bezug auf Pilze und Bacterien von Zeit zu Zeit immer wieder. Sie haben in älterer Zeit in bei weitem grösserer Ausdehnung bestanden. Vor fünfzig Jahren liess man nicht nur jene kleinsten Organismen, sondern stattliche Pilze, z. B. Uredineen, aus der veränderten Substanz anderer Organismen — in diesem Beispiele phanerogamer Pflanzen — entstehen; vor zweihundert Jahren die Maden aus dem faulen Fleische; in alter Zeit waren solche Anschauungen von elternloser Zeugung ganz selbstverständlich. Auch bei unseren heutigen Kenntnissen ist ihr Auftreten und Wiederauftreten erklärlich. Man muss annehmen, dass Organismen einmal von selbst, elternlos, aus organisirbarer aber unorganisirter Substanz entstanden sind. Man muss ferner die Möglichkeit zugeben, dass dieses jederzeit noch geschehen kann und vielleicht wirklich geschieht, man kann die Unmöglichkeit nicht beweisen. Solch primäres Entstehen eines Lebewesens wirklich nachzuweisen ist von wirklich hohem Interesse, es übt jenen mächtigen Reiz auf den Forscher, wie auf den Alchymisten die Aussicht auf den Homunculus in der Phiole. Jahrhunderte lange Erfahrung hat aber gezeigt, dass der Homunculus wo er wirklich erschien, ein kleiner Teufel und heimlich von aussen in die Flasche gewitscht war; und im Ernste war es nirgends anders. In jedem einzelnen Falle der bis jetzt zur genauen Untersuchung kam, hat diese gezeigt, dass und wie und woher die vermeintlich elternlos entstandenen Organismen aus den von gleichartigen Eltern stammenden Keimen erwuchsen; die Vertheidiger des directen Nachweises der elternlosen Zeugung wurden Schritt für Schritt auf engeres Gebiet und auf kleinere und kleinste Objecte, von der einfach unorganisirten Substanz auf das organisirte Minimum, das atome sructuré vivant zurückgedrängt; anders ausgedrückt dahin, wo man gerade noch im Trüben fischen kann. Und auch hier geht es den gleichen Gang weiter sobald man

jeden Einzelfall wirklich scharf untersucht. Insbesondere haben seit 1860 Pasteur und seine Schüler diese Thatsache ad oculos demonstrirt. Dem klaren Stand unserer Kenntnisse entspricht also — alle denkbaren Möglichkeiten zugegeben — der Erfahrungssatz von der nicht elternlosen Entstehung, und von ihm muss ausgegangen werden in einem Buche welches sich mit den reellen Kenntnissen zu beschäftigen hat. —

Ueber die Einrichtung des Buches habe ich sonst nicht viel vorauszuschicken. Ich habe mich bemüht, die Dinge auch dem Anfänger in der Pilzkunde verständlich darzustellen, setze jedoch soviel Vorkenntnisse, insonderheit auf allgemein botanischem Gebiete voraus, als durch ein orientirendes Universitätsstudium oder die Benutzung guter Lehrbücher erworben wird. Auf letztere, insonderheit Sachs' Lehrbuch und Vorlesungen und Goebels Grundzüge, aber auch auf Prantl's und Luerssen's kleinere Compendien sei daher hier hingewiesen; von ausländischer Litteratur auf Van Tieghem's Traité de Botanique.

Für die Beschreibung der einzelnen Pilzformen, auf welche hier natürlich nur sporadisch eingegangen werden kann, verweise ich ein für allemal auf die allerdings noch unvollendeten Sammelwerke: Saccardo, Sylloge Fungorum und Winter, die Pilze Deutschlands, nebst P. A. Karsten, Mycologia fennica und den immer unentbehrlichen Hauptwerken von E. Fries; sodann auf die Werke der beschreibenden Lichenologie. Die von A. B. Frank bearbeitete neue Ausgabe von Leunis' Synopsis und, auf dem betreffenden Specialgebiete Frank's Pflanzenpathologie seien ebenfalls empfohlen. Ueber andere Bücher will ich durch die Nichtnennung keineswegs ein ungünstiges Urtheil ausgedrückt haben. Es kommt hier nur darauf an, dem Minderorientirten einiges für ihn Nützliche zu nennen.

Die Specialliteratur habe ich nach Möglichkeit vollständig kennen zu lernen und zu benutzen gesucht. Selbst einige Ende 1883 und Anfang dieses Jahres, während des Druckes erschienene Arbeiten sind noch benutzt worden soweit es anging. Dass mir manche Einzelheiten ganz, oder bei der Bearbeitung eines Abschnittes momentan entgangen sind, würde ich von vornherein für sehr wahrscheinlich halten, auch wenn ich es nicht schon da und dort nachträglich bemerkt hätte. Bei der ungemein grossen Menge grösserer, kleinerer und kleinster mycologischer Mittheilungen welche die

letzten zwei Decennien zu Tage gefördert haben, möge das entschuldigt werden.

Angesichts der Masse litterarischer Einzelheiten musste auch darauf verzichtet werden dieselben in aller Vollständigkeit zu citiren. Das würde die Grenze der Geniessbarkeit überschritten haben. Die wichtigern Citate, welche ich gegeben habe, werden jederzeit genügen um zur Auffindung aller weiteren Details zu leiten, zumal wenn man Hoffmann's mycologische Berichte von 1865—72 und Just's Jahresbericht seit 1873 zu Hülfe nimmt. Speciellere Bemerkungen bezüglich der Litteraturanführung sind noch in einzelnen Abschnitten des Buches zu finden.

Die Abbildungen sind zum grossen Theile die des früheren Buches. Eine Anzahl habe ich neu gezeichnet, eine Minderzahl anderen Autoren entlehnt, welche jedesmal bei der Figur genannt sind. Für die Gestattung, ihre Abbildungen zu benutzen spreche ich diesen Herren meinen verbindlichsten Dank aus und nicht minder danke ich Jenen, welche durch Mittheilungen und Beihilfe anderer Art meine Arbeit gefördert haben.

Strassburg, den 30. Juni 1884.

A. de Bary.

Inhaltsübersicht.

Erster Theil. Die Pilze.

I. Abtheilung. Allgemeine Morphologie.

Capitel I. Histiologische Eigenthümlichkeiten.

Seite

§ 1. Allgemeiner Aufbau. Hyphen. Wuchsformen: Fadenpilze, Pilzkörper, Sprosspilze (Chytridien, Laboulbenien) 1
§ 2. Bau der Pilzzellen. Protoplasma. Zellkerne. Zellinhalt 6
§ 3. Zellmembran. Bau. Stoffliche Zusammensetzung. Calciumoxalatausscheidung. 8
Anmerkungen. Litteratur 12

Capitel II. Gliederung des Thallus.

1. Uebersicht.

§ 4. Mycelium und Fruchtträger. 18

2. Mycelium.

§ 5. Mycelien. Fadenmycelium. Haustorien. 18
§ 6. Myceliumhäute 22
§ 7. Mycelstränge. (Rhizomorphen. Agaricus melleus) 23
§ 8. Sclerotien. Bau. Entstehung. Keimung 31
Anmerkung: Details. Historisches 42
§ 9. Sclerotienähnliche Körper. Ruhezustände. Xylome 44
Litteraturübersicht 45

3. Fruchtträger.

§ 10. Allgemeine Eigenschaften 47
§ 11. Fruchthyphen. 48
§ 12. Fruchtkörper. Allgemeine Gliederung. Wachsthumsgang 50
§ 13. Bau der fertigen Fruchtkörper. 60

Capitel III. Die Sporen der Pilze.

§ 14. Einleitung. Allgemeine Eigenschaften und Unterschiede 63

I. Entwickelung und Ausstreuung der Sporen.

§ 15. Allgemeine Entwickelungserscheinungen 64
§ 16. Intercalare und acrogene Sporenbildung. Basidien. Sterigmen 65

Seite

§ 17. Ausstreuung acrogen entstandener Sporen. Abschnürung. Abschleuderung. Schwinden der Träger 72
§ 18. Endogene Sporenbildung.
a. Sporangien der Phycomyceten 78
§ 19. —— b. Asci 81
§ 20. Ausstreuung der endogen entstandenen Sporen. a. Phycomyceten 87
§ 21. —— b. Ascogene Sporen. Ejaculation. Spritzmechanismus. Simultane und succedane Ejaculation. Mechanismus der simultanen 90
§ 22. Stäuben der Discomyceten 95
§ 23. Besonderheiten der ejaculirenden Pyrenomyceten 97
§ 24. Kraft der Ejaculation 98
§ 25. Angebliche Besonderheiten der Flechtenpilze 99
§ 26. Succedan stossweise Ejaculation der Asci 100
§ 27. Auflösung und Verquellung der Asci 103
§ 28. Nachreifung entleerter Ascosporen 105
§ 29. Combinationen verschiedener Modi der Sporenentwickelung; Sporae compositae; septirte Sporen 105

II. Bau der reifen Sporen.

§ 30. Sporenmembran. Exosporium, Episporium, Endosporium. Keimporen. Gallerthüllen und Anhängsel. — Protoplasma, Kern, Inhalt. — Schwärmsporen . 107

III. Keimung der Sporen.

§ 31. Schlauch- und Sprosskeimung. — Keimschlauch. Mycelanfang. Promycelium und Sporidien 117
Historische Anmerkung zum Capitel III 125

II. Abtheilung. Der Entwickelungsgang der Pilze.

Capitel IV. Einleitung.

§ 32. Allgemeiner Gang der Entwickelung bei den Algen, Moosen, Farnen und Phanerogamen. Homologien und Verwandtschaften. Formgenera und Formspecies bei den Pilzen. Tulasne's Pleomorphie. Allmähliche Erkenntniss des Entwickelungsganges und der Homologien bei den Pilzen. Haupt- oder Ascomycetenreihe und andere Reihen 128
§ 33. Nähere Betrachtung des Entwickelungsganges der höheren Gewächse. Archicarpium; Frucht und Fructification. — Spore, Sporenfrucht, Sporophyt. — Geschlechtlicher und geschlechtsloser Entwickelungsabschnitt. Unabhängigkeit der Homologie eines Entwickelungsgliedes von seiner sexuellen Function. Unterbrechung und Restitution der Homologien. — Generationswechsel. — Propagationsorgane. — Unterbrochene und nicht restituirte Homologie 130
§ 34. Uebereinstimmung des Entwickelungsganges der Pilze mit jenem der Nichtpilze. Sinn der Pleomorphie. Missverständnisse und Weg zu ihrer Aufklärung 136
§ 35. Terminologie. Sporen. Gonidien u. s. w. 138
§ 36. Uebersicht der Hauptgruppen der Pilze 142

Seite

Capitel V. Vergleichende Uebersicht der einzelnen Gruppen.

Peronosporeen.

§ 37. 143

Ancylisteen.

§ 38. 150

Monoblepharis.

§ 39. 151

Saprolegnieen.

§ 40. 152

Mucorini.

§ 41. Allgemeiner Gang der Entwickelung 157
§ 42. Zygosporen. a. Mucoreen und Chaetocladieen. b. Piptocephalideen. — Azygosporen 159
§ 43. Typische Gonidienträger. Mucoreen. — Chaetocladieen. — Piptocephalis u. Syncephalis 163
§ 44. Accessorische Gonidien. Acrogonidien (Chlamydosporen, Stylosporen). — Choanephora. — Gemmen. — Reihen- und Sprossgemmen 166
Anhang: Zweifelhafte Mucorinen. Historisches. Litteratur 168

Entomophthoreen.

§ 45. 170

Chytridieen.

§ 46. Allen derzeitigen Chytridieen gemeinsame Eigenschaften. Sporangien. Dauersporen 172
§ 47. Rhizidieen. — Polyphagus. Minder gut bekannte Formen 174
§ 48. Cladochytrien 178
§ 49. Olpidien 179
§ 50. Synchytrien 180
§ 51. Vergleichender Rückblick 182
§ 52. Zweifelhafte Chytridieen. Tetrachytrium. Hapalocystis 183
Litteratur 184

Protomyces und die Ustilagineen.

§ 53. Protomyces 185
§ 54. Ustilagineen. Gestaltung. Fruchtkörper 186
§ 55. Entwickelung der Dauersporen 188
§ 56. Bau und Keimung der Dauersporen 190
§ 57. Gonidien von Tuburcinia und Entyloma 194
§ 58. Der Entwickelungsgang und die Homologien 195

Ascomyceten.

Allgemeine Charactere. Sporenfrüchte.

§ 59. Bau der Sporenfrucht. Apothecien, Perithecien, Kleistocarpien 200
§ 60. Die Apothecien 202
§ 61. Die Perithecien 206

Seite

§ 62. Kleistocarpe Formen. — Elaphomyces. — Tuberaceen. — Onygena. — Myriangium 208

Entstehung der Sporenfrucht.

§ 63. Uebersicht der Hauptthatsachen. 1. Eremascus. — 2. Genera mit Anfangs einer distincten Hülle entbehrendem distinctem Archicarpium. — 3. Polystigma mit Archicarp im Fruchtprimordium. — 4. Xylaria und Verw. mit vergänglicher Woronin'scher Hyphe. — 5. Genera mit nicht distinctem Archicarp . 213

§ 64. Einzelbeschreibungen.
1. Erysipheen 217
2. Eurotium 219
3. Penicillium 221
4. Gymnoasceen 223
5. Ascobolus 223
6. Pyronema 225
7. Sordaria. Melanospora 227
8. Collemaceen 229
9. Formen mit unvollständig untersuchtem Archicarp 232
10. Polystigma 233
11. Xylarieen 234
12. Sclerotinien 236
13. Pleospora herbarum 238
14. Claviceps, Epichloe, Cordyceps, Nectria u. A. 239
15. Ascodesmis 240
16. Sphyridium, Baeomyces, Cladonia u. A. 240
Anm. Aeltere Untersuchungen über Entwickelung der Lichenenfrüchte . . 241

Der Entwickelungsgang der Ascomyceten.

§ 65. Thatsächliches. Arten ohne Gonidien; andere mit regulär eingeschalteter Gonidienbildung. Verschiedene Gonidienformen bei derselben Species. Mikro-Megalogonidien. Pycniden, Pycnosporen, Stylosporen. — Beispiele vollständig untersuchter Arten 242

§ 66. Homologien der Entwickelungsglieder der Ascomyceten. Die Controversen über die Sexualorgane 250

Beurtheilung unvollsändig bekannter Ascomycetenformen.

§ 67. Worauf es dabei ankommt 257
§ 68. Archicarpien, Sporenfrüchte 259
§ 69. Spermogonien und Spermatien 259
§ 70. Zweifelhafte Spermatien 262
§ 71. Gonidien, Gonidienträger, Pycniden 264
§ 72. Combinationen verschiedener Formen. Beispiele dafür 269
§ 73. Vorkommen von bekannten oder präsumptiven Entwickelungsgliedern mancher Species ausserhalb des Entwickelungszusammenhangs. Tendenz derselben zu stets gleichförmiger Reproduction. Hierdurch mögliche Reduction oder Spaltung einer Species 271
§ 74. Beurtheilung von Reproductionsorganen welche für rudimentär gehalten worden sind 276
Litteratur zu § 59—74 282

Seite

Zweifelhafte Ascomyceten.

§ 75. Einleitung. Helicosporangium. Papulaspora. Laboulbenieen 284
§ 76. Exoascus 286
§ 77. Saccharomyces 288
§ 78. Verwandtschaft zwischen Exoascus und Saccharomyces. Mögliche Beziehungen dieser Gruppe zu den Ascomyceten 291
Die Confusion von den »Hefepilzen« 291
Litteratur 294

Uredineen.

§ 79. Aecidienbildende und tremelloide Uredineen. Die Sporenfrüchte (Aecidien) u. Spermogonien der aecidienbildenden. Entwickelungsgang von Endophyllum 295
§ 80. Aecidienbildende Uredineen mit Gonidien: Teleutosporen, Uredo 301
§ 81. Uredineen mit unvollständig untersuchtem Entwickelungsgang 304
§ 82. Tremelloide Uredineen 306
§ 83. Verwandtschaftsbeziehung zwischen Uredineen und Ascomyceten 308
Litteratur 308

Basidiomyceten.

§ 84. Einleitung 309

Hymenomyceten.

§ 85. Gestaltung der nicht beschleierten Fruchtkörper 310
§ 86. Beschleierte Fruchtkörper. Velum. Annulus. Volva 312
§ 87. Bau der erwachsenen Fruchtkörper 321
§ 88. Hymenium. Cystiden. Basidien 324

Gastromyceten.

§ 89. Vergleichende Uebersicht über die Gliederung der Fruchtkörper 332
§ 90. Specielle Morphologie, Entwickelungsgeschichte und Anatomie derselben . . . 337

Entwickelungsgang und Verwandtschaften der Basidiomyceten.

§ 91. Entwickelungsgang vollständig bekannter Formen. Exobasidium, Tremellinen, Typhula, Coprinus, Agaricus melleus, Crucibulum und Cyathus, Sphaerobolus 353
§ 92. Gonidien vollständig untersuchter Basidiomyceten 355
§ 93. Unvollständig bekannte und zweifelhafte Gonidien 358
§ 94. Homologien und Verwandtschaften der Basidiomyceten 362
Litteratur 366

III. Abtheilung. Lebenseinrichtungen der Pilze.

Capitel VI. Keimungserscheinungen.

1. Keimfähigkeit und Resistenz der Sporen.

§ 95. Dauer der Keimfähigkeit der Spore. Ruhezustand. Resistenz gegen mechanische Schädigung, Wasserentziehung, extreme Temperaturen 368

Seite

2. Aeussere Keimungsbedingungen.

§ 96. 374

Capitel VII. Vegetationserscheinungen.

1. Allgemeine Bedingungen und Erscheinungen.

§ 97. Ausschliessung der Wachsthumsbewegungen. Vegetationstemperaturen . . . 378
§ 98. Nährstoffe. Anderweite chemische Bestandtheile des Substrats. Einwirkungen der Pilze auf das Substrat. Gährungen, Oxydationen. Fermentabscheidung. 379

2. Ernährungs-Adaptation.

§ 99. Unterscheidung von 1. reinen Saprophyten, 2. facultativen Parasiten, 3. obligaten Parasiten und zwar a) streng obligaten b) facultativen Saprophyten . 381

3. Saprophyten.

§ 100. 383

4. Parasiten.

§ 101. Anpassung zwischen Parasit und Wirthen. Prädispositionen der Wirthe. Endo- und epiphytische Parasiten 384
§ 102. Der Angriff der Parasiten auf den Wirth. 387
§ 103. Wachsthum des Parasiten nach Ergeifung des Wirthes und Reactionen dieses auf dasselbe. Zerstörende und umgestaltende Parasiten 393

Thierbewohnende Parasiten.

§ 104. Facultativ parasitische Aspergillen und Mucoren, obligat parasitische Entomophthoren, Laboulbenien, Cordyceps, Botrytis Bassii 397
§ 105. Ungenau bekannte Thierparasiten Saprolegnien 402
§ 106. Pilze der Hautkrankheiten 404
§ 107. Actinomyces. »Chionyphe Carteri« 406

Pflanzenbewohnende Parasiten.

a. Facultative Schmarotzer.

§ 108. Pilze der Obstfäule. Sclerotinien. Pythien. Nectrien. Hartigs holzzerstörende Hymenomyceten 408

b. Obligate Schmarotzer.

§ 109. Facultativ saprophytische: Peronosporeen, Mucorinen, Ustilagineen, Exobasidium, Myxomyceten; — streng obligate: Peronosporeen, Erysipheen, Uredineen etc 413
§ 110. Autoecie und Metoecie. 415
§ 111. Wachsthum und Ausbreitung der Parasiten im Körper grösserer Pflanzenstöcke 418
§ 112. Verhalten dieser Parasiten zu den einzelnen Geweben und Zelltheilen des Wirths. 421
§ 113. Reactionen der befallenen Pflanzen 423

Seite

Flechtenbildende Pilze.

§ 114. Zustandekommen des Flechtenthallus durch das gemeinsame Wachsthum bestimmter Algen und sie ergreifender Ascomyceten und weniger Hymenomyceten. Aufzählung der gegenwärtig bekannten flechtenbildenden Algenformen 425
§ 115. Erste Entstehung des Flechtenthallus 428
§ 116. Gestaltung und Bau des Flechtenthallus. — Strauchige, laubige und Krusten-Form. Nach dem anatomischen Bau unterschieden: 1. Heteromerer Thallus. 2. Graphideen und Formen ähnlicher Structur. 3. Körniger Krustenthallus von Thelidium u. a. 4. Die Coenogonium-Form. 5. Collemaceen oder Gallertflechten. 6. Hymenomyceten-Flechten 431
§ 117.*) Die Soredien 446
Anm. Pseudolichenes. — Historisches. — Litteratur 447

Zweiter Theil. Die Mycetozoen.

Capitel VIII. Morphologie und Entwickelungsgang.

Myxomyceten.

§ 118. Sporen. Keimung. Schwärmer 453
§ 119. Plasmodien 455
§ 120. Transitorische Ruhezustände. Cysten. Sclerotien 460
§ 121. Entwickelung der Sporenträger und Sporangien 462
§ 122. Bau der reifen Träger und Sporangien; Träger der Ceratieen; einfache Sporangien; Aethalien 467

Acrasieen.

§ 123. 475

Verwandtschaftsbeziehungen.

§ 124. 477

Zweifelhafte Mycetozoen.

§ 125. Bursulla. Vampyrellen. Nuclearia. — Plasmodiophora 480

Capitel IX. Lebenseinrichtungen der Mycetozoen.

§ 126. Keimungsbedingungen 483
§ 127. Vegetationserscheinungen und -Bedingungen. Bewegungsursachen der Plasmodien. Aufnahme fester Körper 483
§ 128. Ernährungsprocess 487
Litteratur 488

Dritter Theil. Die Bacterien oder Schizomyceten.

Capitel X. Morphologie der Bacterien.

§ 129. Bau der Zellen. Zellverbände und Wuchsformen 490
§ 130. Entwickelungsgang. Endo- und arthrospore Formen. Entwickelung der endosporen. Specielle Beschreibung einiger Bacillen 496

*) Aus Versehen ist im Text die Ziffer 116 zweimal gesetzt.

Seite
§ 131. Entwickelung der arthrosporen Formen 506
§ 132. Die Controverse der Bacterien-Species 511
§ 133. Stellung der Bacterien im Systeme 512

Capitel XI. Lebenseinrichtungen der Bacterien.

§ 134. Keimfähigkeit und Keimungsbedingungen der Sporen 514
§ 135. Allgemeine Bedingungen und Erscheinungen der Vegetation. — Temperatur. Nährstoffe. Sauerstoff. Aerobionten und Anaerobionten. Einwirkung nicht als Nährstoff dienender Stoffe. Sauerstoff und Nährstoffe als Bewegungsreize 516
§ 136. Besondere Lebensanpassungen. Saprophyten. — Parasiten. Pflanzenbewohnende Parasiten. — Thierbewohner. Krankheitserreger. Lebensgeschichte des Bacillus Anthracis als Beispiel facultativer Parasiten. — Zweifelhafte obligate Parasiten; Spirochaete Obermeyeri; Nosema Bombycis. — Allgemeine Erörterungen über krankheitserregende Bacterien 528
Litteratur 519

Berichtigungen.

S. 146, Zeile 7 von oben lies Peronospora statt Pernospora.
S. 164, - 18 - - - fusiger statt fussiger.
S. 446, - 16 - - - § 117 statt 116.
S. 453, - 4 - unten - § 121 statt 120.

Erster Theil.

Die Pilze.

I. Abtheilung. Allgemeine Morphologie.

Capitel I. Histiologische Eigenthümlichkeiten.

§ 1. Der Thallus, d. h. der gesammte nicht direct als Reproductionsorgan dienende Körper der meisten Pilze, beginnt als schlauchförmige Keimzelle (Keimschlauch), welche durch andauerndes Scheitel- oder spitzenwärts progressives Wachsthum und mit diesem sich wiederholender Astbildung zu einem cylindrisch-fadenförmigen verzweigten Körper, Pilzfaden, Faden, Hyphe heranwächst. Wachsthum und Verzweigung folgen den für den Pflanzenkörper allgemein geltenden Regeln. Die Verzweigung ist meistens monopodial, in relativ seltenen Fällen (z. B. Botryosporium, Peronospora-Arten, manche Mucorinen) gabelig.

Bei manchen Pilzgruppen, zumal Saprolegnieen, Peronosporeen, Zygomyceten, bleibt der Pilzfaden, gleich dem Thallus von Siphoneen, bis zur Bildung der Reproductionsorgane eine ungetheilte, ästige, schlauchförmige Zelle. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle wird er, durch successive mit dem Spitzenwachsthum fortschreitende Querwandbildung, zur ästigen Zellreihe. Die Quertheilung erfolgt hierbei entweder nur in der jedesmaligen Scheitelzelle und an der Insertionsstelle der jungen Astanlagen, so dass jeder Fadenzweig nur aus Scheitelzelle und Gliederzellen ersten Grades aufgebaut wird, z. B. Penicillium [1]), Botrytis cinerea; oder es treten in den Gliederzellen ersten Grades noch weitere intercalare Quertheilungen auf.

Bei den einfacheren Pilzformen stellt die verzweigte Hyphe für sich allein den Thallus dar; man nennt solche Formen Hyphomyceten, Fadenpilze, auch Haplomyceten, d. h. einfache. Nicht minder baut sich aber auch der Körper der massig entwickelten Pilze, der Schwämme und Flechten des gewöhnlichen Sprachgebrauchs, aus Pilzfäden auf, indem die Verzweigungen dieser zu grösseren Complexen zusammentreten und mit einander verwachsen. Ein solcher, gleichsam aus vereinigten Fadenpilzen gebildeter Körper kann

---

1) Vgl. Löw, in Pringsheim's Jahrb. VII, p. 473. Brefeld, Schimmelpilze II, p. 27.

daher als zusammengesetzter Pilzkörper, kurz Pilzkörper von dem einfachen Fadenpilze unterschieden werden. Faden- und Körperform sind Wuchsformen, vergleichbar den als Baum, Strauch, Kraut bekannten Wuchsformen höherer Gewächse. Wie spätere Kapitel zeigen werden, treten manche Species nur in der Fadenform auf; andere nehmen je nach Entwickelungsalter und äusseren Bedingungen beide Formen an, alle haben die Fadenform in der ersten Jugend. Das Vorkommen von Uebergängen zwischen beiden Hauptformen ist schon hiernach selbstverständlich.

Es wurde in vorstehendem angenommen, dass ein Pilzfaden oder ein Fadenpilz aus dem Wachsthum einer Keimzelle hervorgeht und dieses trifft thatsächlich oft zu. Auch zusammengesetzte Pilzkörper können, wie in vielen Fällen nachgewiesen ist, aus den Verzweigungen eines von einer einzigen Keimzelle abstammenden Fadens sich aufbauen. In Wirklichkeit ist dieses nicht immer der Fall oder nicht immer nachweisbar wegen der oft eintretenden Verschmelzung gleichnamiger Hyphenzweige mit einander. (Vgl. Fig. 1.) Dieselbe besteht darin, dass die Seitenwand oder das Ende eines

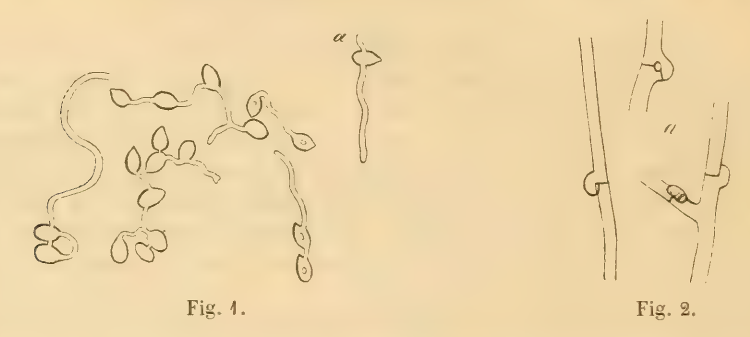


Fig. 1. Fig. 2.

Zweiges, resp. einer Gliederzelle desselben sich an einen anderen anlegt, die Membran beider an der Berührungsstelle schwindet, und somit die Lumina und Protoplasmakörper beider Zellen zu einem einzigen vereinigt werden. Solche Verschmelzungen können stattfinden zwischen den Zweigen einer und derselben Hyphe, nicht minder aber zwischen gesellig wachsenden ursprünglich getrennten, d. h. je aus einer besonderen Keimzelle entstandenen. Die Form solcher Verbindungen ist jederzeit sehr mannichfaltig: H-förmige Querbrücken, Schlingen verschiedener Gestalt und Zahl, selbst reich- und engmaschige Netze bildend. Eine absonderliche hier zu nennende Erscheinung sind die von Hoffmann zuerst angegebenen Schnallenverbindungen (Fig. 2). Sie kommen nur an querwandigen Hyphen, und zwar vorzugsweise von Basidiomyceten vor, (vielen Agaricinen, Polypori spec., Typhula, Hypochnus, Cyathus, Hymenogaster, etc.). Im fertigen Zustande stellt eine solche Schnalle gewöhnlich eine etwa halbrunde, einem kurzen Zweige gleichsehende Aussackung dar, welche

Fig. 1. Keimende Gonidien von Nectria (Spicaria) Solani Reinke. Vergr. 390. *a* zur unverbundenen Hyphe auswachsend, die übrigen mit Verschmelzungen.

Fig. 2. Schnallenverbindungen vom Mycelium des Hypochuus centrifugus Tul. Vergr. 390.

dicht neben einer Querwand von einer Zelle entspringt und der Seitenwand der Nachbarzelle derart fest angelegt ist, dass ihre Berührungsfläche von der Querwand in der Mitte rechtwinklig geschnitten wird. Zuweilen liegt die Aussackung der Seitenwand nicht überall dicht an, sondern bildet an derselben ein Oehr. Brefeld fand nun bei Coprinus, dass diese Bildungen zu Stande kommen, indem die eine der beiden Nachbarzellen die beschriebene Aussackung an die andere hin treibt, dann Verschmelzung eintritt, so dass beide Zellen durch die Aussackung in offene Communication treten, und endlich die Aussackung von der ersten Zelle, an welcher sie entstanden war, wiederum abgetrennt wird durch eine meist in die Ebene der Seitenwand fallende neue Wand. Mit der zweiten Zelle, mit welcher sie verschmolzen, bleibt die Aussackung meist in offener Communication, selten erfolgt auch hier nachträgliche Abtrennung durch eine Wand und nur für diesen Ausnahmefall passt der ursprüngliche Hoffmann'sche Name Schnallenzellen. Bei Coprinus ist nach Brefeld die erste, die Aussackung treibende Zelle immer die scheitelwärts von der Querwand stehende. Die gesammte Bildung kommt somit hier fast genau auf dem umgekehrten Wege zu Stande als es nach Betrachtung des fertigen Zustandes den Anschein hat. Ob sich dies in allen übrigen Fällen ebenso verhält, ist übrigens noch zu untersuchen.

Das Wachsthum des zusammengesetzten Körpers kommt, soweit es auf Neubildung von Zellen und nicht auf Ausdehnung vorhandener beruht, lediglich durch Längswachsthum der vereinigten Hyphen und durch Bildung neuer Zweige an ihnen zu Stande. Letztere entstehen theils an der Oberfläche des Körpers, theils in seinem Innern, wo sie sich zwischen die vorhandenen einschieben.

An dem fertig entwickelten Körper lässt sich die Zusammensetzung aus Hyphen meist leicht erkennen, mit blossem Auge als feine Faserung, mit dem Mikroskop ist der Verlauf der einzelnen Fäden und ihrer Zweige oft auf weite Strecken hin zu verfolgen, sei es dass sie parallel nebeneinander stehen, oder dass sie vielfach durcheinander geschlungen und verflochten sind.

In anderen Fällen scheint allerdings der ganze Thallus oder einzelne Theile desselben eine andere Zusammensetzung zu haben. Das ausgebildete Gewebe besteht hier aus isodiametrischen, rundlichen oder polyedrischen Zellen, welche, zumal auf dünnen Durchschnitten, eine Anordnung in Hyphen nicht mehr erkennen lassen. Es ist somit dem gewöhnlichen Parenchym höherer Gewächse dem Ansehen nach ähnlich. Beispiele hierfür bieten die Hüte von Russula, Lactarius, die Rinde vieler Lycoperdaceen-Peridien, manche Sclerotien, der Stiel der Phalloideen, viele Flechten u. a. m. Untersucht man solche Gewebe jedoch genauer, und verfolgt man besonders ihre Entwickelungsgeschichte, so zeigt sich aufs deutlichste, dass auch sie aus Pilzfäden entstehen und bestehen und dass sie ihre parenchymatische Structur nur der festen Vereinigung der Hyphen, der Gestalt, Ausdehnung und Verschiebung ihrer Zellen verdanken. Das Parenchym der höheren Gewächse entsteht durch Zelltheilungen, bei denen die successive entstehenden Scheidewände abwechselnd nach drei oder zwei Raumdimensionen gerichtet sind. Nach dieser Ver-

schiedenheit der Entstehung hat man daher das in Rede stehende Pilzgewebe als Pseudoparenchym von jenem unterschieden. Zelltheilungen nach 2—3 successive wechselnden Dimensionen kommen beim Aufbau des Pilzthallus nur ganz ausnahmsweise vor (Pycniden, Perithecien, vgl. Abtheil. II.).

Die Verbindung der Hyphen untereinander zu den zusammengesetzten Pilzkörpern kommt meistens zunächst dadurch zu Stande, dass sie miteinander verflochten sind, je nach der einzelnen Species in verschiedener Richtung und mit verschiedener Dichtheit des Geflechtes; locker verflochten, mit weiten meist luftführenden Interstitien sind die Hyphen der »flockigen, filzigen« Gewebe (Zunderschwamm, Daedalea, Stiel und Hut der Amaniten, Marksubstanz vieler Lichenen etc.), fast bis zum Verschwinden jeglicher Intercellularräume in den festen, oft horn- und holzharten Gewebe, wie z. B. der schwarzen Rinde der trockenen Pyrenomyceten, der Tuberaceen, vieler Sclerotien etc. Von der zufälligen lockeren Verflechtung gesellig wachsender Hyphomyceten bis zu der, welche die Hyphen der festen, bestimmt geformten Pilze zeigen, sind alle Zwischenstufen zu finden; manchmal kommen selbst die verschiedensten Abstufungen bei ein und derselben Species vor.

Bei parallelem Verlaufe der Hyphen, wie z. B. im Stiele von Agaricus Mycena, Coprinus u. s. f. wird die Verbindung durch Verklebung oder Verwachsung der Membranen zu Stande gebracht; und auf dieselbe Weise wird sie in den Geflechten oft bedeutend befestigt. In harten Geweben, z. B. der Rindensubstanz vieler nichtfleischiger Pilze und in den S. 10 besprochenen Gallertgewebemassen, sind die Aussenflächen der Hyphen oft untrennbar aneinander gewachsen, oder durch einen schmalen Streifen homogener fester Substanz verklebt; in fleischigen Pilzen ist oft eine in Wasser erweichende und eine künstliche Trennung der Hyphen ermöglichende Zwischensubstanz vorhanden. Man kann diese Bindesubstanz als Intercellularsubstanz bezeichnen. In wieweit sie als Theil der Zellmembranen selbst zu betrachten ist oder als ein von diesen differenter Körper, darüber liegen bei Pilzen keine speciellen Untersuchungen vor, ebensowenig aber Gründe für die Annahme anderer, als in der Histiologie der übrigen Gewächse gültiger Regeln. Zur Festigung der zusammengesetzten Körper tragen endlich auch die oben erwähnten Verschmelzungen ursprünglich getrennter Zweige bei, deren Vorkommen durch die in fleischigen und gelatinösen Pilzen nicht seltenen H-förmigen Verbindungen angezeigt wird, wenn auch über ihre Entwickelung keine speciellen Untersuchungen vorliegen.

Von den oben angedeuteten Ausnahmefällen, wo der Pilzthallus nicht aus Hyphen besteht, sind erstlich die Sprosspilze, zu nennen, wie sie Nägeli neuerdings bezeichnet hat. Der Name bezeichnet, wie Fadenpilze, eine Wuchsform, und diese kommt wiederum manchen Pilzspecies ausschliesslich zu, wie den als Hefepilze bekannten Arten der Gattung Saccharomyces, oder sie ist bestimmten Zuständen anderer Species eigen, welche sonst in Faden- oder Körperform auftreten. Es kann in letzteren Fällen, aus später zu erörternden Gründen zweifelhaft werden, ob die Sprossform den vegetativen oder den reproductiven Organen zuzurechnen ist.

Die Eigenthümlichkeit der Sprosspilzform (Fig. 3) besteht in Folgen-

dem. Eine Zelle wächst zu bestimmter, meist länglicher oder rundlicher, Gestalt und Grösse heran und treibt dann eine ihr mit schmaler Basis aufsitzende Auszweigung oder Aussprossung, welche die gleichen Eigenschaften erhält wie die Anfangszelle und sich von dieser durch eine Querwand abgrenzt bevor oder nachdem sie ihre definitive Grösse erreicht hat. An der zweiten Zelle kann sich die gleiche Sprossung wie an der ersten wiederholen und dasselbe gilt für alle folgenden — bei ausreichender Ernährung unbegrenzt zahlreichen — Sprossgenerationen. An jeder sprossenden Zelle sind ferner die Zahl der Sprossungen und die Orte an welchen sie auftreten nicht allgemein fest bestimmt (wenn auch für Einzelfälle bezüglich der Orte gewisse Regeln gelten); im Falle der Mehrzahl können die Sprossungen gleichzeitig an mehreren Orten der Mutterzelle auftreten oder successive an demselben Orte. Bleiben alle Sprossgenerationen mit einander verbunden, so ist einleuchtend, dass ihr Verband nichts weiter darstellt als eine unregelmässig verzweigte Hyphe, die von anders gestalteten nur durch die Einschnürung an den schmalen Insertionsstellen der Sprosszellen ausgezeichnet ist. So verhält es sich in der That bei vollständiger Ruhe. Dazu kommt dann aber weiter, dass sich die erwachsenen Sprosse leicht von einander trennen, so dass schon nach leiser Bewegung nur Einzelsprosse oder kleine Sprossverbände gefunden werden.

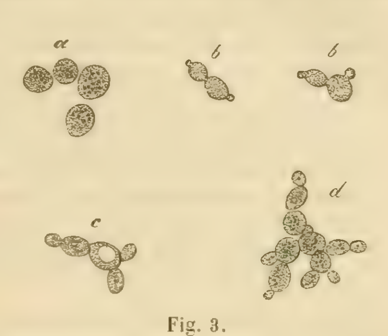


Fig. 3.

Die zweite Ausnahme bilden die einfachsten Formen der Chytridieen, indem bei ihnen der ganze Thallus aus einer einzigen (zuletzt Sporen bildenden) runden Zelle besteht. Die minder einfachen Formen dieser Gruppe schliessen sich dagegen in ihrem Aufbau den einzelligen Fadenpilzen an, wie im § 46 bis 50 darzustellen sein wird.

Als dritte Ausnahme sind vielleicht die noch in mancher Beziehung unklaren Laboulbenien zu nennen (vergl. Abth. II).

Die in Vorstehendem dargestellte Anschauung über die Structur und das Wachsthum des Pilzthallus ist schon in Ehrenberg's Epistola de Mycetogenesi (Nov. Act. Ac. Nat. cur. tom. X) bestimmt angedeutet. Klar ausgesprochen findet sie sich in Vittadini's Monogr. Lycoperdineorum (1841) in Mém. Acad. Turin. Ser. II, Tom. V, p. 146. Die Ansichten Späterer (Montagne, Esquisse organographique etc. sur les champignons, Paris 1841, deutsch Prag 1844. Schleiden, Grundz. 3. Aufl. II, p. 34) deuten ähnliches an. Schleiden und nach ihm Unger (Anat. u. Physiol. d. Pfl. p. 149) nennen die Geflechte deutlicher Hyphen Filzgewebe, tela contexta. Vollständiger begründet und durchgeführt konnte sie erst durch neuere anatomische Untersuchungen werden, zu welchen Bonorden und Schacht den hauptsächlichsten Anstoss und die ersten bedeutenderen Materialien geliefert haben. Vgl. Bonorden, Allgem. Mycologie, Stuttg. 1851. Schacht, die Pflanzenzelle, p. 134.

Ueber die Schnallenverbindungen vgl. Hoffmann, Bot. Zeitg. 1856, p. 156

Fig. 3. Saccharomyces Cerevisiae, 390mal vergr. *a* Zellen vor der Sprossung. *b—d* Sprossungen in gährender Zuckerlösung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben.

Tulasne, Carpol. I, 115. Bail, Hedwigia I, 96, 98 etc. Brefeld, Unters. über Schimmelpilze III, speciell p. 17. — Eidam in Cohn's Beitr. z. Biol. Bd. II, 229.

Die Unterscheidung des Pseudo- (oder Schein-) Parenchyms habe ich in der 1. Aufl. dieses Buches eingeführt. Das Wort mag beibehalten werden weil es sich eingebürgert hat. Dabei ist aber zu beachten, dass es nur eine mit Hinweis auf die gewöhnliche Gestaltung des »Parenchyms« höherer Gewächse gerichtete anschauliche Bezeichnung für die dichten, kurzzelligen Gewebe der Pilze sein sollte. Wird jene Gewebeart der höheren Pflanzen nicht nach ihrer — allerdings häufigsten — Zellengestalt characterisirt, sondern nach dem Bau und den durch diesen angezeigten Leistungen der Zellen, so ist ihr das Pseudoparenchym nicht mehr und nicht weniger vergleichbar als jeder andere dem Stoffwechsel dienende Zellcomplex der Pilze.

Der Ausdruck Sprosspilze mag allgemein gelten für die damit bezeichnete Wuchsform. Da die als Hefe vorzugsweise in Betracht kommenden Saccharomyceten in dieser Form auftreten, wurde bisher statt Sprosspilz meist Hefepilz gesagt. Dies führt zu Verwirrungen, der Name Hefepilz ist daher für die Wuchsform zu vermeiden und auf die geeigneten Specialfälle einzuschränken.

Die Schizomyceten werden erst im III. Theile d. Bd. zu besprechen sein.

§ 2. Die Zellen der Pilze stimmen der Hauptsache nach mit den anderen Pflanzenzellen im Bau, Wachsthum, Theilung überein.

Der Anfangs den Zellraum meist gleichförmig füllende Protoplasmakörper umschliesst auch hier in der erwachsenen Zelle einen oder mehrere Safträume (Vacuolen).

Relativ grosse Vacuolen werden oft durch dünne Protoplasmaplatten von einander getrennt, und diese sind in gestreckt cylindrischen Zellen nicht selten, den der Membran angehörigen Querwänden ähnlich, quer gestellt, was früher wohl zur Verwechslung mit solchen Anlass gegeben hat [1]).

Die 86—94 Procent Wasser, welche Schlossberger und Döpping in fleischigen Schwämmen fanden, kommen jedenfalls zum grössten Theil auf Rechnung des wässerigen Zellsaftes.

Für viele Pilzzellen bemerkenswerth ist der von Errera angegebene reiche Gehalt an Glycogen. Dieser Körper durchtränkt das Protoplasma, verleiht ihm eigenthümlich starke Lichtbrechung und ist hieran und an charakteristischer rothbrauner Jodfärbung mikroskopisch zu erkennen. Hauptort seines Vorkommens sind die Asci von Discomyceten und Trüffeln; doch giebt es Errera auch für die vegetativen Zellen theils dieser Pilze, theils Mucorinen, mancher Hymenomyceten u. a. an.

In vielen, den Reproductionsprocessen dienenden Pilzzellen — Ascis, Basidien — finden sich Zellkerne, deren Beziehungen zur Tochterzellbildung auch, wenigstens für manche Fälle, bekannt sind. Ueber die Kerne in den vegetativen Zellen des Thallus herrscht, der Kleinheit der Objecte halber, nicht vollständige Klarheit. Einerseits ist das Vorhandensein von Kernen in denselben auch ohne directe Beobachtung solcher wahrscheinlich, weil jene kernführenden Reproductionszellen aus den vegetativen direct hervorgehen und sich von ihnen durch beträchtlichere Grösse, in welcher allein der Grund deutlicher Erscheinung der Kerne gelegen sein könnte, auszeichnen; und weil ferner das für Zellkerne characteristische Nuclein auf makrochemischen Wege

1) Vgl. Reisseck, Bot. Zeitg. 1853, 337.

nachgewiesen wurde für Zellen, deren morphologischer Kern zweifelhaft ist oder war. In Uebereinstimmung hiermit sind, mit Hülfe der färbenden Reagentien, in den Thalluszellen und Sporen der Saprolegnieen Kerne von Strasburger nachgewiesen worden und Schmitz gab solche schon vorher auch für zahlreiche andere Pilze an, z. B. Oidium lactis, Peronosporeen, Mucorinen, Saccharomyces, welchen noch Penicillium glaucum (Strasburger l. c.) und besonders die Gonidienform von Peziza Fuckeliana (Botrytis cinerea) hinzugefügt werden kann.

Auf der andern Seite aber sind — mit Ausnahme der Saprolegnieen — die in Betracht kommenden Objecte von so geringer Grösse, dass eine sichere Unterscheidung wirklicher Kerne von anderen in dem Protoplasma enthaltenen, und vielleicht ebenfalls durch die Farbereaction schärfer hervortretenden Körperchen sehr schwierig und jedenfalls erst durch fernere Untersuchungen zu gewinnen ist. Nach den vorliegenden Daten, deren Wahrscheinlichkeit nochmals ausdrücklich betont sein möge, führt das Protoplasma der gestreckten vegetativen Zellen der untersuchten Pilze je mehrere bis viele sehr kleine Kerne, deren Theilung und Vermehrung nicht in directer morphologischer Beziehung zur vegetativen Zelltheilung steht. Nur die kurzen vegetativen Zellen von Saccharomyces sind nach Schmitz einkernig. Die oben angedeuteten reproductiven Zellen führen je nach dem Einzelfalle entweder einen oder viele Kerne, deren Beziehungen zur Tochterzellbildung so weit sie bekannt sind unten, bei den Fortpflanzungserscheinungen besprochen werden.

In dem Protoplasma aller Pilzzellen fehlen Chlorophyll und analoge Farbstoffe und Amylumkörner, und soweit bekannt auch die Träger jener Farbstoffe und die ihnen homologen Plastiden, A. Meyer's Trophoplasten.

An Stelle der Amylumbildung chlorophyllhaltiger Pflanzen tritt, nach den vorliegenden Daten wohl allgemein, die Bildung von Fett, welches in den vegetirenden Pilzen immer einige Procente der Trockensubstanz ausmacht und dessen Quantität, unter Verminderung der Eiweissstoffe, in Reservestoff aufspeichernden Ruhezuständen bis auf 50% steigen kann; in den fettreichen Sclerotien von Claviceps z. B. bis 35%; bei »Schimmel«-pilzen (Penicillium?) im Ruhe- oder Involutionsstadium, d. h. nach abgelaufener Vegetation bis 50%. In der lebhaft vegetirenden Pilzzelle sind die Fette wie in anderen Zellen als kleine Tröpfchen vertheilt in dem Protoplasma, dessen »körnige« Beschaffenheit oder Trübung zum Theil verursachend; in jenen Reservestoff aufspeichernden Ruhe- und Involutionszuständen können sie sich zu grossen stark lichtbrechenden Tropfen ansammeln, welche den grössten Theil des Zellraumes einnehmen. Beispiele sind die erwähnten Sclerotien von Claviceps, der Thallus von Sphaeria Stigma Fr., Sph. discreta Schw., eutypa Fr., Vermicularia minor, alten Schimmelpilzen, viele Sporen u. s. w.

In vielen Fällen sind die Fettansammlungen nicht oder schwach gefärbt. In anderen kommt das Fett intensiv gefärbt vor, wenn man, nach der Analogie der chemisch genau untersuchten Fälle, von Fett reden darf wo es sich um Körper handelt von welchen man nur das Eine mit Sicherheit kennt, dass sie mit den Fettansammlungen in dem Aussehen und den gewöhnlichen mikrochemischen Reactionen übereinstimmen. Sind die in Frage stehenden Körper

wirklich als chemisch definirte Fette zu betrachten, so bleibt ferner die Frage noch zu entscheiden, ob die Färbungen den Fetten selbst angehören oder von differenten Farbstoffen herrühren, welche den Fettansammlungen selbst als ihren Trägern alsdann beigemengt wären. Mit diesen Vorbehalten mögen die durchweg der strengen chemischen Untersuchung noch bedürftigen, mikrochemisch-fettähnlichen Körper als gefärbte Fettansammlungen bezeichnet sein, welche bei so vielen Pilzen — Uredineen, Tremellinen, Stereum hirsutum, Sphaerobolus, Pilobolus, vielen Pezizen wie P. aurantia, fulgens [1]) etc. etc. — das characteristische gelbe bis ziegelrothe Colorit bedingen. Sie finden sich in lebhaft vegetirenden und wachsenden Zellen fein vertheilt durch das Protoplasma, dieses gleichförmig färbend — nach Tödtung der Zelle aber häufig zu grösseren Tropfen zusammenfliessend; in alten Zellen treten sie auch spontan nicht selten in letzterer Form auf. — Bei den Uredineen, nach Coemans auch bei Pilobolus-Arten zeigt der rothe Farbstoff die characteristische Reaction, dass er durch Schwefelsäure intensiv blaue Farbe annimmt, welche rasch in schmutziges Grün übergeht und dann bis zur Entfärbung abblasst: eine Reaction welche auch dem ähnlich rothen Farbstoff vieler nichtpilzlicher Pflanzentheile und den rothen Pigmentflecken (Augenpunkten) niederer Thiere zukommt. Den anderen oben genannten Pilzen fehlt diese Reaction. Diese Thatsachen genügen, um auf nach den Einzelfällen verschiedene stoffliche Zusammensetzung der in Rede stehenden Körper hinzuweisen. Spektroskopisch wurden einige von Sorby untersucht.

In den Gonidien- und Zygosporenträgern der meisten Mucorinen, hat van Tieghem Krystalloide aus eiweissartiger Substanz (»Mucorin«) nachgewiesen. J. Klein hatte sie zuerst bei Pilobolus gefunden. Sie haben die Form von Octaedern oder abgestumpft triangulären Platten, werden aus dem Protoplasma ausgeschieden wenn dieses zur Sporen- resp. Sporangienbildung vorbereitet wird und gehen ihrerseits in letztere nicht mit ein. In dem absterbenden Sporenträger verschwinden sie wiederum allmählich.

§ 3. Die Zellmembran der Pilze bleibt bei schnellwachsenden, kurzlebigen Formen meist zeitlebens dünn, zart; bei anderen, zumal langlebigen derben »Schwämmen und Lichenen« wird sie in verschiedenem Maasse, oft beträchtlich verdickt und alsdann auch wie andere Membranen geschichtet. Tüpfelbildung kommt nur selten, aber doch auch vor; faserförmige Verdickung, und zwar Schrauben- und Ringfasern nur in dem Capillitium von Batarrea (vgl. Abtheil. II).

Ihrer Consistenz und eng limitirten (übrigens nicht genauer gemessenen) Quellbarkeit nach verhalten sich viele Pilzmembranen ähnlich den nicht gelatinösen Cellulosemembranen höherer Gewächse. Auch hat die makrochemische Analyse für eine Reihe von Fällen nach gehöriger Reinigung die elementare Zusammensetzung der Cellulose nachgewiesen: Polyporus igniarius, Agaricus campestris, Polyp. fomentarius, Daedalea quercina, P. officinalis, Amanita muscaria.

Die meisten, auch scheinbar reinen, farblosen nicht gelatinösen Pilzmem-

---

1) P. fulgens Fr. wurde in der 1. Auflage dieses Buches P. cyanoderma genannt.

branen jeglichen Alters unterscheiden sich aber von den »typischen« Cellulosemembranen höherer Pflanzen durch ihre Unlöslichkeit in Kupferoxydammoniak und durch den Mangel der für jene characteristischen Jodreactionen. Die Blaufärbung durch Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod tritt an ihnen nicht, oder nur nach besonderer langwieriger Vorbereitung ein; gegen die Säure zeigen sie dabei oft hohe Resistenz. Man kann ihre Substanz hiernach füglich mit der besondern Bezeichnung Pilzcellulose unterscheiden. Ob die Eigenthümlichkeiten dieser durch fremde Einlagerungen oder aus anderen Ursachen zu Stande kommen, bleibt dabei dahingestellt.

Uebrigens fehlt es auch hier nicht an Beispielen von Membranen, welche die typischen blauen Jodreactionen zeigen. So alle Membranen der Saprolegnieen, des Protomyces macrosporus, des Thallus der Peronosporeen, mancher Mucor-Arten (M. Mucedo, M. fusiger) im Jugendzustande, die Zellen des ruhenden Peritheciums von Penicillium glaucum (Brefeld). Clavaria juncea zeigt in einzelnen, nicht in allen Fällen Violettfärbung durch Jod und Schwefelsäure; ähnliches gilt von den wahrscheinlich zu dieser oder verwandten Arten gehörigen sterilen Pilzformen welche als Anthina pallida, purpurea, flammea bekannt sind. Andere Clavarien zeigten nur Pilzcellulose. H. Hoffmann's Beobachtungen an Amanita phalloides und Agaricus metatus gehören wohl auch hierher.

Die in der Jugend wohl immer farblosen nicht gelatinösen Membranen werden, zumal bei langlebigen Pilzen, mit dem Alter oft gefärbt, meist in den verschiedenen Nüancen von Braun, bis zum tiefsten Schwarzbraun, seltener anders, z. B. rosenroth bei dem Thallus der Schimmelform Dactylium macrosporum Fr., blau an der Thallusoberfläche von Peziza fulgens, grün bei Peziza aeruginosa, Phycomyces nitens; auch die mannichfachen Färbungen der Sporenmembranen sind hier zu erwähnen. Von den Färbungen der Flechtenpilze wird später (Abth. III) noch die Rede sein. Sieht man von letzteren ab, so durchdringt die färbende Substanz gleichförmig die ganze Membran, resp. bestimmte Schichten derselben. Mit der Färbung tritt zugleich grössere Festigkeit der Membran, und meist ausnehmende Resistenz gegen concentrirte Schwefelsäure ein, Erscheinungen, welche in ihrer Gesammtheit an die von sclerotischen, verholzten und von verkorkten Membranen höherer Gewächse erinnern. Man kann daher nebst der Färbung von Sclerose der betreffenden Membranen reden. Auch lehren manche Erfahrungen, dass wenigstens die Färbung herrührt von Einlagerung von Stoffen, welche durch Lösungsmittel aus der entfärbt zurückbleibenden Membran ausgezogen werden können, wie die färbenden Einlagerungen aus den sclerotischen Membranen von Pteridophyten oder Lignin und Suberin aus verholzten und verkorkten Membranen.

Von Verholzung in strengerem Sinne kann bei den in Rede stehenden Pilzmembranen heutigen Tages nicht die Rede sein, weil sie die Wiesner'schen Verholzungsreactionen auf Anilinverbindungen und Phloroglucin nicht zeigen. Der Verkorkung in strengem Sinne wenigstens nahe kommende Erscheinungen, scheinen, nach den Beobachtungen C. Richters an Daedalea quercina, wenigstens in manchen Fällen vorzukommen. Für die meisten fehlt es gänzlich an ge-

naueren Untersuchungen; die rein anschaulichen Namen Färbung und Sclerose mögen daher einstweilen zur allgemeinen Bezeichnung der Erscheinung dienen.

Von den bisher beschriebenen Pilzzellmembranen sind andere ausgezeichnet durch gelatinöse, bis schleimige Beschaffenheit. Im trocknen Zustande knorpelig-hart quellen sie durch Wasseraufnahme auf ein Vielfaches ihres Trockenvolumens; im durchfeuchteten vegetirenden Zustande haben sie in Folge hiervon zäh- oder weich-gallertige Consistenz. Diese gelatinöse Beschaffenheit haben die Aussenschichten vieler fadenförmiger Mycelien. Sie tritt besonders auffallend hervor wenn dieselben in Flüssigkeit cultivirt werden. Bei durchfallendem Lichte untersucht erscheinen die Fäden mit einer dünnen zarten Membran in hyaliner, scheinbar flüssiger Umgebung. Nähere Untersuchung zeigt dann entweder um jeden derselben eine distincte Gallertscheide, oder eine diffuse Gallertmasse, welcher die gesammten Hyphenverzweigungen eingebettet sind. Zopf fand diese Erscheinung z. B. bei Fumago. In sehr exquisiter Weise tritt sie auf bei Culturen der Sclerotinien in Zuckerlösungen. Auch Saccharomyces Cerevisiae dürfte, nach den Untersuchungen von Nägeli und Löw hierher gehören.

Weiche gelatinöse Membranen zeichnen ferner in vielen Fällen bestimmte grössere Gewebemassen aus. Dieselben erscheinen bei gröberer Betrachtung als schleimig-gallertige Körper und können mit den Namen Gallertgewebe oder Gallertfilz bezeichnet werden. Exquisite Beispiele hierfür sind von grösseren Schwämmen die gelatinösen Körper der Tremellinen, die gallertigen Peridienschichten von Gastromyceten, wie Geaster hygrometricus, Melanogaster, Hysterangium, Phalloideen, Mitremyces u.a. (Abth. II); von Bulgaria, Cyttaria; die schmierigen, schleimigen Oberflächenschichten des Huts von Hymenomyceten wie Amanita muscaria, Agaricus Mycena Sect. Glutinipedes, Boletus luteus u. a. m., der jungen Mycelstränge von Agaricus melleus (§ 7). Zähgelatinöse Membranen haben die Elemente der meisten Flechtenpilze, die der Sclerotien von Sclerotinia, von Typhula gyrans (§ 8), des Thallus von Hydnum Erinaceus, der sclerotienähnlichen Thallusmassen von Polystigma, des Mycelium von Hysterium macrosporum (Hartig). In den drei letztgenannten Fällen und bei manchen Flechtenpilzen (vgl. auch Abtheil. III) werden die gelatinösen Membranschichten durch wässerige Jodlösung direct blau gefärbt. Es ist fast selbstverständlich, dass zwischen den exquisit gelatinösen und den nicht gelatinösen Membranen Intermediärformen vorkommen; so z. B. unter den Sclerotien. Zu diesen von den vegetativen Theilen des Thallus hergenommenen Exempeln liefern die Reproductionsorgane — Sporen und ihre unmittelbaren Erzeuger — ein nicht minder reiches und mannichfaltiges Contingent, worüber die von diesen Organen speciell handelnden Kapitel reden werden.

Ueber die chemische Zusammensetzung der gelatinösen Pilzmembranen liegen sehr wenige Daten vor. Nach den vereinzelten einigermaassen präcisen Untersuchungen und nach Analysen ist für die meisten zu vermuthen, dass sie aus der Cellulose nahe stehenden aber hochquellbaren Kohlehydraten oder aus Gemengen solcher bestehen. Durch Kochen mit Wasser werden die Mem-

branen von Lichenenpilzen (Cetraria, Ramalina, Usnea, Cladonia) in eine homogene Gallerte verwandelt, welche als Lichenin bezeichnet wird, und deren Trockensubstanz der Cellulose isomer ist.

Nach Nägeli und Löw wird die Membran der Bierhefezellen (Saccharomyces Cerevisiae) durch wiederholtes Kochen mit Wasser theilweise in einen Schleim übergeführt (»Hefeschleim, Sprosspilzschleim«) für dessen Trockensubstanz die Analyse annähernd die Formel $3\ (C_6\,H_{10}\,O_5) + H_2O$ ergab.

Die durch Jod direct blau werdenden Membranen der Lichenenpilze, speciell Cetraria islandica z. B., auch der Asci vieler dieser Gewächse, verdanken diese Reaction einem dem — durch Jod nicht blau werdenden — Lichenin beigemengten, aus demselben ausziehbaren Kohlehydrat, ebenfalls von der Formel $C_6\,H_{10}\,O_5$, welches von Dragendorff Flechtenstärke genannt wird[1]). Die meisten Gallertmembranen bläuen sich nicht, gleich dem Hefeschleim; sie bleiben zu untersuchen.

Auch die gelatinösen Membranen scheinen oft die Träger von Farbstoffen zu sein, z. B. des scharlachrothen der Hutoberfläche von Amanita muscaria, des gelben von Boletus luteus u. s. w., so dass hiernach die characteristischen Färbungen der Pilze, mit Ausnahme der oben genannten rothgelben fast allgemein in den Membranen ihren Sitz hätten. Bei der mikroskopischen Untersuchung erscheinen jedoch in den genannten und in manchen anderen Fällen die Färbungen so blass und so gleichmässig über die ganze Zelle vertheilt, dass es schwer ist sicher zu entscheiden ob sie der Membran allein oder dem Inhalt angehören oder beide gleichmässig durchdringen.

Der anatomischen Betrachtung der Membran ist anzuschliessen die Erwähnung von Körpern, welche von den Zellen ausgeschieden und daher der Membran ein- oder meist aufgelagert, bei Hyphengeflechten in die Interstitien eingelagert werden: harzartige Ausscheidungen, die Flechtensäuren, und vor allem Calciumoxalat. Die Flechtensäuren werden im Abschnitt III. noch Erwähnung finden. Harzausscheidungen — deren histiogenetische Verhältnisse hier undiscutirt bleiben können — sind besonders reichlich bekannt als Ueberzug der Hyphen welche den Fruchtkörper des Lärchenschwammes, Polyporus officinalis aufbauen. Sie können hier bis zu 79% der Schwammmasse betragen. Bauke (Pycniden p. 35) fand die Hyphen einer Diplodia-Form mit einer braunen »harzartigen« Bedeckung versehen. Zopf giebt in seiner später zu citirenden Arbeit über Chaetomium, p. 48 für Arten dieser Gattung Aehnliches an. Das alte Mycelium sowie die Perithecienwand von Eurotium ist durch ähnliche, rothgelbe resp. goldgelbe Bedeckung ausgezeichnet.

Calciumoxalat, oxalsaurer Kalk, ist eine unter den Pilzen so verbreitete Erscheinung, dass Aufzählung von Beispielen für sein Vorkommen heutzutage überflüssig ist. Vermisst habe ich denselben bei Peronosporeen, vielen Hyphomycetenformen, Lycoperdon- und Bovista-Arten und manchen in Abtheil. III zu nennenden Lichenen. Die Reichlichkeit der Auf- und Zwischen-

1) Vgl. Berg, zur Kenntniss der Cetraria islandica. Diss. Dorpat 1872. Nägeli und Schwendener, das Mikroskop, 2. Aufl. 1877, p. 518.

lagerung ist allerdings nach Species, Individuum, Alterszustand verschieden; an jugendlichen Individuen ist er, oft wenigstens, leichter auffindbar als an alten. Die Form des Auftretens ist oft die des regelmässig ausgebildeten Quadratoctaeders, häufiger allerdings jene von dünnen Nädelchen oder unregelmässigen Drusen oder eckigen Körnchen. (Vgl. Fig. 4 u. 5.) Auch an Fortpflanzungszellen,

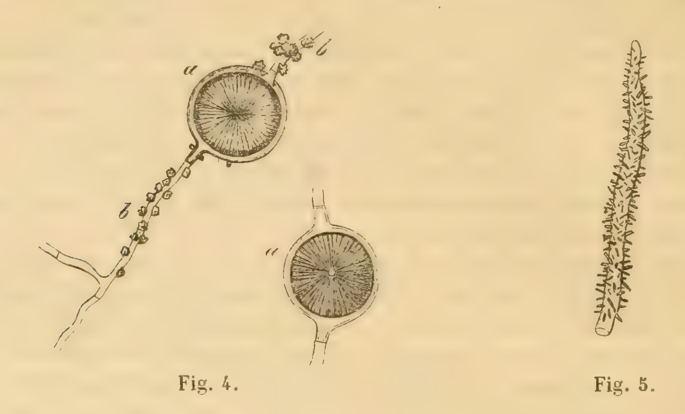


Fig. 4. Fig. 5.

z. B. von Mucorinen wird solches Vorkommen zu beschreiben sein. Wo der in Rede stehende Körper auf oder in der Oberfläche von Pilzen vorkommt, verdanken diese ihm häufig kreideweisses Aussehen; so viele weisse Mycelstränge, z. B. von Agaricus campestris, Phalloideen, ferner der Thallus von Corticium calcareum, Psoroma lentigerum.

Als seltene Ausnahme sei hier hinzugefügt das manchmal beobachtete Vorkommen des Kalkoxalats im Innern von Zellen. Bei Russula adusta kommen kleine stabförmige Krystallchen hie und da in den blasigen Zellen des Stieles und Hutes vor. An den schmalen cylindrischen Fäden des Myceliums von Phallus caninus finden sich einzelne zu grossen kugeligen oder flaschenförmigen Blasen erweiterte Zellen, welche fast ausgefüllt sind von einer grossen, aus oxalsaurem Kalk bestehenden glänzenden Kugel, die ein strahlig krystallinisches Gefüge besitzt (Fig. 4).

Ueber den **Bau der Membranen** der vegetativen Zellen der Pilze hatte ich in der ersten Auflage dieses Buches ausführlich geredet, weil es damals galt, die Uebereinstimmung desselben mit dem anderer Pflanzen nachzuweisen, gegenüber den (in der Kleinheit der Objecte begründeten) Angaben, zumal Schacht's, nach welchen allgemein weit grössere Einfachheit herrschen sollte. Es wird nichts schaden, wenn die dort gegebenen Daten hier reproducirt werden, mit einigen Kürzungen und dem Hinzufügen, dass sie etwa 20 Jahre alt sind, und dass die heutigen optischen Hülfsmittel auch an den behan-

Fig. 4. Hyphen von der Oberfläche eines Myceliumstranges des Phallus caninus, 390fach vergr. *a* Blasenförmige von einer krystallinischen Kugel oxalsauren Kalks erfüllte Zellen. *b* unregelmässige kleine Drusen dieses Salzes, der Aussenfläche der Hyphen aufsitzend.

Fig. 5. Ende einer Hyphe vom Mycelium des Agaricus campestris mit kleinen nadelförmigen Calciumoxalat-Krystallen bedeckt. Vergr. etwa 390.

delten Objecten noch manche weitere Einzelheiten ergeben dürften. Auch weitere Beispiele liessen sich in Menge hinzufügen, sind aber wohl überflüssig.

Die Zellwand vieler holziger und lederartiger Schwämme, zumal Gastromyceten und Hymenomyceten (Polyporus, Thelephora u. s. f.) ist oft schon in der Jugend relativ dick, im erwachsenen Zustande nicht selten gewaltig, selbst bis zum Verschwinden des Lumens, verdickt. So haben z. B. die Zellen der Hutsubstanz von Polyporus fomentarius, von Crucibulum vulgare (Sachs, Bot. Ztg. 1855) und viele andere stellenweise das Ansehen solider Cylinder, während sie an anderen Punkten mit deutlicher Höhlung versehen sind. Die verdickten Zellwände sind entweder fest, spröde oder biegsam, oder aber gallertartig weich. Bei geringer Verdickung, wie an den Seitenwänden vieler Fadenpilze (Dematieen, Botrytis cinerea, Peronospora) ist die Membran in der Regel homogen, ungeschichtet, selbst die Querwände sind meistens nicht oder nur schwer in zwei Lamellen trennbar. Stark verdickte Zellwände zeigen dagegen oft sehr deutliche Schichtung, entweder ohne Weiteres oder nach Einwirkung von Reagentien, welche Quellung bewirken, wie Kalilösung, Schulze'sche Mischung, Schwefelsäure. So besonders Thallus und Gonidienträger von Cystopus, die Zellen der festen Rindensubstanz der Mycelstränge von Agaricus melleus; die zuweilen in Folge verlangsamten Wachsthums bei Pilobolus vorkommenden verdickten Membranen (Coemans). Die Zellhäute vieler trockener, dauernder Pilzgewebe (Polyporus zonatus, P. versicolor, Daedalea, Trametes Pini, Lenzites betulina, die derberen Fäden von Thelephora hirsuta, die Capillitiumfäden von Bovista plumbea, Geaster, Tulostoma und viele andere lassen oft wenigstens zwei Schichten deutlich unterscheiden, eine äussere, festere, oft lebhafter gefärbte und eine innere weichere, hellere. Auch künstlich, wie durch Kochen mit Kali, ist eine weitere Schichtung hier meistens nicht sichtbar zu machen; doch gelingt dies oft bei den Membranen der älteren Hutsubstanz von Polyporus officinalis. An dieser sieht man im Wasser eine äussere dünne, anscheinend feste und eine innere, sehr dicke, offenbar weiche Lage. Beim Erwärmen mit Kalilösung wird die äussere Schicht nicht merklich verändert; die innere quillt stark auf, so dass sie an den Enden von Bruchstücken oft tropfenartig aus der äusseren hervortritt, und sondert sich dabei oft in zahlreiche zarte Schichten.

Sehr schöne Schichtung zeigen besonders viele Pilzzellen mit gallertiger, in Wasser stark quellbarer Membran. Bei Geaster hygrometricus besteht die innere Schicht der sternförmig aufreissenden äusseren Peridie aus geraden, gleichhohen, dicht aneinandergedrängten Zellreihen, welche unter einander parallel und auf der äusseren Schichte senkrecht stehen. Sie haben eine dicke, im trockenen Zustande knorpelharte, im Wasser zu zäh-gelatinöser Consistenz aufquellende Membran, welche auf Querschnitten drei bis fünf Schichten von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen zeigt. Mit den äussersten Schichten stossen die Reihen fest aneinander, ihre Grenzlinien bilden auf dem Querschnitte ein scharf gezeichnetes Netz. An alten Exemplaren ist diese Structur oft verwischt.

Ganz ähnlich der beschriebenen Schichte von Geaster ist das trocken knorpelige, im Wasser gallertig quellende Gewebe beschaffen bei Hysterangium clathroides (Tulasne, fungi hypog.), der innern Substanz vieler Sclerotien, z. B. der Sclerotinien und der Typhula gyrans.

Der untere Theil (Stiel) der ästigen Körper von Calocera viscosa besteht aus Zellreihen, welche alle der Längsachse des Pilzes nahezu parallel verlaufen. Dünne Querschnitte durch den Stiel geben daher die kreisförmigen oder polygonalen Durchschnitte der einzelnen Zellen. Die äusserste der drei concentrischen Gewebeschichten, aus welchen der Stiel besteht, ist im frischen Zustand von klebrig-gallertartiger Beschaffenheit, sie wird von dünnen, derbwandigen Reihen gebildet, welche auf den ersten Blick einer weichen, homogenen Gallerte eingebettet sind. Macht man aber dünne Querschnitte durch den eingetrockneten Stiel und lässt dieselben alsdann langsam in Wasser aufquellen, so erkennt man auch hier, dass die Gallerte aus ebensovielen gelatinösen, einander allenthalben innig berührenden Membranschichten gebildet wird, als Reihen vorhanden sind. Längere Einwirkung von Wasser lässt die zarten Grenzlinien der Schichten vollständig verschwinden, diese in eine homogene Masse verfliessen.

Die oben beschriebenen Fälle zeigen einerseits das Vorkommen von Schichten verschiedener Dichtigkeit und Quellbarkeit an verdickten Zellmembranen, andrerseits folgt aus den mitgetheilten Thatsachen, dass die scheinbar homogene Zwischensubstanz zwischen den Zellen der bezeichneten Pilze, gleich der Pseudointercellularsubstanz vieler Fucoideen, Florideen u. s. w., nicht als eine von der Zellmembran differente homogen ausgeschiedene Substanz zu betrachten, sondern durch die innige Berührung und theilweise Verschmelzung der äusseren gallertigen Verdickungsschichten sämmtlicher Fäden zu Stande gebracht ist.

Sehr viele Pilzgewebe (Melanogaster, Tremella, Exidia, Guepinia, Dacryomyces, Bulgaria, Thelephora mesenterica, Mitremyces, Cyttaria, Panus stypticus, die Peridien der Phalloideen, die jugendlichen Nidularieen, die Oberfläche vieler Hymenomyceten, Agaricus Mycena Sect. glutinipedes Fr., Amanita muscaria, Boletus luteus und viele andere haben gallertige Beschaffenheit und stimmen, was ihren Bau betrifft, mit den beschriebenen Geweben von Calocera, Hysterangium u. s. w. überein, nur dass die interstitielle Gallerte meist wirklich als eine homogene Masse erscheint und bis jetzt nicht in den einzelnen Zellen angehörige Theile zerlegt worden ist. Vielleicht gelingt dies noch bei manchen hierhergehörigen Formen. Nach den mitgetheilten Beobachtungen bei Calocera, und bei der nahen Verwandtschaft und sonstigen Uebereinstimmung des Baues, welche zwischen Calocera, Guepinia, Tremella, zwischen Hysterangium, Phallus u. s. w. vorhanden ist, scheint es aber jedenfalls gerechtfertigt, die homogene Gallerte aller der erwähnten Pilze für nichts anderes als ein Product der Verschmelzung weicher, gallertartiger Verdickungsschichten der Zellmembranen zu halten. Auch H. Hoffmann deutet diese Ansicht an, wenn er (Icon. analyt. fung. p. 12, 25) die Gallerte in der Hutoberfläche fleischiger Hymenomyceten als ein Verflüssigungsproduct der Membran bezeichnet.

Zarte Tüpfel finden sich an den Capillitiumsfasern von wie es scheint allen Lycoperdonarten (z. B. L. pusillum, L. Bovista, L. giganteum; vgl. Abth. II). Die dicken, aus zwei halblinsenförmigen Lamellen bestehenden Querwände von Dactylium macrosporum Fr. zeigen in ihrer Mitte einen grossen Tüpfel, in ganz ähnlicher Weise wie die Querwände von fadenförmigen Florideen, z. B. Callithamnion.

Bei anderen Fadenpilzen fand ich derartige Tüpfel nicht, ihre Querwände sind meist zart, manchmal, z. B. bei Botrytis cinerea, scheinen dieselben allerdings in der Mitte dünner als am Rande zu sein.

Pilzcellulose habe ich (1. Aufl.) die Substanz der meisten nicht gelatinösen Membranen genannt aus den oben im Text angegebenen Gründen. C. Richter ist neuerdings zu dem Resultate gekommen, dass eine mit obigem Namen zu bezeichnende besondere Modification der Cellulose nicht existire, die bisher als Pilzcellulose bezeichneten Membranen beständen vielmehr aus gewöhnlicher Cellulose mit fremden, möglicherweise eiweissartigen, Beimengungen. R. wies nämlich nach, dass Pilzmembranen (Agr. campestris, Claviceps, Polyporus spec., Daedalea quercina, Cladonia), welche die Eigenschaften gewöhnlicher Cellulose nicht, auch nicht nach der üblichen Behandlung mit kochender Kalilösung, Schultze'scher Mischung, Chromsäure zeigen, durch längere Maceration mit 7—8$^0/_0$ Kalilösung die gewöhnlichen Cellulosereactionen — Bläuung in Jod und Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Löslichkeit in Kupferoxydammoniak — erhalten. Die Maceration muss wenigstens 2—3 Wochen, manchmal (Daedalea) 2—3 Monate dauern. Die auf Grund der macrochemischen Analyse feststehende nahe Zusammengehörigkeit der Pilzmembranen und der typischen Cellulose erhält durch diese Beobachtungen eine willkommene Bestätigung. Es ist durch dieselben aber nur nachgewiesen, dass die Pilzmembran mittelst der Kalimaceration in der bezeichneten Weise verändert wird. Ob diese Veränderung in der Extraction einer von Anfang an vorhandenen Beimengung besteht muss dahingestellt bleiben, denn eine solche ist nicht nachgewiesen und es lassen sich für ihr Zustandekommen noch andere Möglichkeiten denken. Ohne auf eine Discussion hier näher einzugehen, sei nur daran erinnert, dass gewöhnliche Cellulose durch Jod blau wird, wenn bestimmte Reagentien bestimmte Veränderungen darin hervorgerufen haben; Chlorzink z. B. extrahirt aber hierbei doch nicht eine vor-

handene, die Bläuung hindernde Beimengung. Alte oft gewaschene Lein- und Baumwollfasern werden durch wässerige Jodlösung sofort blau; die Veränderungen gegen ihren ursprünglichen Zustand, welche hierdurch angezeigt werden, können aber auch nicht in einfacher Extraction bestehen. Nach solchen Erwägungen scheint mir der Grund der Eigenthümlichkeiten der Pilzcellulose nach wie vor unermittelt und der besondere unverfängliche Name für dieselbe immer noch erwünscht zu sein.

Färbungen. Die den Pilzen eigenen, d. h. in ihrem Stoffwechsel selbst erzeugten Farbstoffe, sind, wenn nicht ausschliesslich so doch ganz vorherrschend, theils jene an Fett oder fettähnliche Inhaltskörper gebundenen gelben und rothgelben, anderntheils in die Membranen eingelagerte. Man kann hiernach jedenfalls ohne grosse Uebertreibung sagen, dass alle nicht der ersteren Kategorie angehörigen eigenen Pilzfärbungen von der specifischen Farbe der Membranen herrühren.

Eine fast nur scheinbare Ausnahme von dieser Regel wird für manche, normaler Weise farblose Schimmelpilze und Parasiten angegeben, insofern sie aus einem Substrat welches in Wasser lösliche rothe und violette Farbstoffe enthält, letztere unverändert aufnehmen sollen, und zwar so, dass auch der »Zellinhalt« entsprechend gefärbt wird. Fresenius (Beitr. 80) giebt solches an für Schimmelformen welche zwischen roth gefärbtem Micrococcus prodigiosus (Cohn) wuchsen; ich fand es bei Eurotium und Mucorarten auf rothen Früchten und bei Phytophthora infestans auf rothen und blauen Kartoffeln. Es ist mir aber jetzt zweifelhaft geworden, erstens ob die fragliche Färbung des »Zellinhaltes« in dem Protoplasma des Pilzes oder dem Zellsaft oder in beiden auftritt, und zweitens ob sie in dem lebenden Pilze vorhanden ist und nicht erst bei solchen Zellen desselben auftritt, welche, in Folge von Tödtung bei der Präparation, den vorhandenen Farbstoff in ihr Protoplasma aufgenommen haben.

Als eine immer noch nicht aufgeklärte Erscheinung ist hier ferner zu nennen die Färbung der Peziza a e r u g i n o s a P. = Chlorosplenium aeruginosum Tul., Carpol. III, p. 188. Dieser Pilz findet sich auf dem in Wäldern häufigen grünfaulen Holze, dessen Farbstoff seit Vauquelin oft untersucht worden ist, zuletzt wohl von Prillieux. Der grüne Farbstoff solchen Holzes ist meistens in den Zellwänden dieses selbst enthalten. Ausserdem bildet er, nach Prillieux, manchmal amorphe Anhäufungen in dem Innenraume der Holzelemente. Sehr oft finden sich diese Erscheinungen allein, auf weite Strecken ist auf und in dem Holze keine Spur eines gefärbten oder ungefärbten Pilzes zu finden (Gümbel, Fordos, Ipse). Kommt die Peziza auf und in solchem Holze vor, dann haben meist alle Theile derselben eine grüne Farbe, und zwar ist diese jedenfalls in der Membran, vielleicht auch im Innern der Zellen des Pilzes enthalten, oft so reichlich dass sie dunkler gefärbt sind als das Holz selbst. Einzelne, dem Holze aufsitzende Früchte der Peziza sind übrigens manchmal in ihrem obern, der Holzoberfläche fernsten Theile ungefärbt, rein weiss. Diese Thatsachen zusammengenommen führten zu der Ansicht, dass der grüne Farbstoff als Zersetzungsproduct des Holzes, ohne Zuthun der Peziza entsteht, und dann von dieser unverändert aufgenommen wird, wenn sie sich in dem Holze ansiedelt. Auch die Thatsache, dass besagter Pilz, soweit bekannt, nur auf dem grünfaulen Holze wächst und auf keinem andern Substrat kann an und für sich keinen stichhaltigen Einwand gegen jene Ansicht begründen.

Auf der andern Seite liegen aber so viele Erfahrungen vor über specifische Zersetzungen welche durch specifische Pilze verursacht werden, dass die wiederholte Constatirung der letzterwähnten Thatsache und die Abwesenheit anderer Pilzformen immer wieder auf die Vermuthung führte, die Grünfärbung der faulen Hölzer sei eine Folge, der Farbstoff ein Product der Vegetation der darin und darauf wachsenden Peziza. Entscheidende Gründe hierfür liegen eigentlich nicht vor. Doch ist folgendes zu erwägen. Wie ich mich selbst neuerdings überzeugt habe, findet man zuweilen grünfaules Holz, in welchem die mikroskopische Untersuchung k e i n e merkliche Färbung der Holzelemente, dafür aber im Innern letzterer zahlreiche i n t e n s i v g r ü n e P i l z f ä d e n nachweist, deren Zugehörigkeit zu der Peziza aeruginosa nicht bezweifelt werden kann.

Es ist also nach allen Beobachtungen der Pilz wo er vorkommt immer mit dem grünen Farbstoff versehen; er kommt nur in grünfaulem Holze vor, der Ansicht, dass dieses ihm sein Colorit verdankt, kann Wahrscheinlichkeit nicht abgesprochen werden.

Die Erfahrung des Vorkommens von unzweifelhaft pilzfreiem grünfaulem Holze scheint hiermit allerdings in unlösbarem Widerspruch zu stehen; doch fällt dieser weg wenn man mit Cornu annimmt, die im Holze vegetirenden Fäden der Peziza seien vergänglich, und theilten, wenn sie zu Grunde gehen, ihren eigenen Farbstoff dem Holze dauernd mit. Es dürfte nicht sehr schwierig sein, dieser Discussion durch Culturversuche ein Ende zu machen.

Anhangsweise mag noch eine streng genommen nicht hierher gehörige, auffallende Färbungserscheinung Erwähnung finden. Das im intacten Zustande gelbe Gewebe des Hutes einiger Boleti, zumal des B. luridus, nimmt blaue Farbe an, sobald es mit der Luft in Berührung kommt. Schönbein hat die Erscheinung näher untersucht und gefunden, dass ein aus dem Pilze durch Alkohol ausziehbarer, wahrscheinlich harzartiger Stoff der an der Luft blau werdende ist. Die Bläuung tritt an der alkoholischen Lösung desselben unter den nämlichen Bedingungen ein, wie das Blauwerden einer Lösung von Guajakharz, und da von letzterem nachgewiesen ist, dass seine Bläuung ihren Grund in einer Verbindung mit ozonisirtem Sauerstoff hat, schliesst Schönbein auf die gleiche Ursache für die Bläuung des Pilzes. Der Alkoholauszug des Boletus wird für sich allein an der Luft nicht blau; es muss daher in dem Pilze noch eine andere Substanz enthalten sein, welche den atmosphärischen Sauerstoff ozonisirt und dann mit dem blauwerdenden Harze eine Verbindung eingehen lässt, ihn an letzteres im Ozonzustande abgibt. Anderweitig nachgewiesene Erscheinungen solcher Art berechtigen zu dieser Vermuthung. In der That wird Guajaktinctur sowohl wie der Alkoholauszug des Boletus sofort blau, wenn sie auf das frische Gewebe einiger sich selbst nicht bläuender Agarici, zumal des A. sanguineus, getröpfelt werden. Der ausgepresste filtrirte wässerige Saft des letzteren erzeugt in den beiden genannten Tincturen sofort blaue Farbe. Aus diesen Erscheinungen ist zu schliessen, dass eine Anzahl fleischiger Pilze einen im Wasser löslichen Körper enthalten, der Sauerstoff absorbirt und denselben in ozonisirtem Zustande an andere Körper abgibt. Die sich bläuenden Boleti enthalten jenen Körper neben einem zweiten harzartigen, der gleich dem Guajakharz durch Ozon blau wird.

Litteratur zu § 2 und 3.

1) Zellstructur der Pilze überhaupt; Bau und chem. Zusammensetzung der Membranen:

Schacht, die Pflanzenzelle, p. 136 ff. Idem, Lehrbuch d. Anat. d. Pfl.

Coemans, Monographie du genre Pilobolus, in Mém. des savants étrang. Acad. Brux. Tom. XXX.

Caspary, Monatsber. der Berliner Academie, Mai 1855.

H. Hoffmann, Bot. Zeitg. 1856, p. 158.

H. v. Mohl, Bot. Zeitg. 1854, p. 771.

de Bary, Unters. über d. Brandpilze. Idem, über Anthina, (Hedwigia, I, 36). Idem, Bot. Ztg. 1854, p. 466.

Bracconot, Ann. de Chimie XII, 172.

Payen, Mémoire sur le développement des végétaux. Mémoires présentés à l'Acad. des sc. de France. Tom. IX (1846) p. 21.

Mulder, Physiol. Chemie, Braunschw. 1844—51, p. 202, 203. (Daselbst die Resultate v. Fromberg.)

Schlossberger, Ueber die Natur der Hefe, Ann. d. Chem. u. Pharm. Band 51, p. 206.

Schlossberger u. Döpping, Beitr. z. Kenntn. d. Schwämme. Ibid. Band 52, p. 116.

A. Kaiser, Chem. Unters. des Agaricus muscarius L. Inaugural-Diss. Göttingen 1862.

Burgerstein, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Band 70.

C. Richter, Ebendaselbst Bd. 83, p. 494 ff.

Nägeli u. Löw, Sitzungsber. d. Bayr. Acad. zu München. 4. Mai 1878: Ueber die chemische Zusammensetzung der Hefe.

Nägeli u. Schwendener, das Mikroskop, 2. Aufl. p. 518.

Füisting, Bot. Zeitg. 1868, p. 660.

Vergl. auch die Lichenenlitteratur, unten Abth. III.

2) Zellkern, Zelltheilung:

Schmitz, F., Ueber d. Zellkerne d. Thallophyten, in Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. 4. August 1879.

Zacharias, Ueber die Beziehung des Nucleins etc. Bot. Zeitg. 1881, p. 169. Daselbst weitere Litteraturangaben.

Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung, 3. Aufl. 1880, p. 221, Taf. XIV.

3) Glycogen:

Errera, L., l'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux. Thèse. Bruxelles 1882. — Id. Sur le glycogène chez les Mucorinées. Bull. Acad. de Bruxelles. Novbr 1882.

4) Zellinhalt, Fett, Krystalloide:

v. Nägeli, Ueber die Fettbildung bei den niedern Pilzen. Sitzungsber. d. Bayr. Acad. München 1879, p. 287 ff.

Rostafinski, Bot. Zeitg. 1881, p. 461.

Sorby, On comparative vegetable Chromatology. Proced. Roy. Soc. London. Vol. XXI, p. 442. Vgl. auch Just's Jahresber. 1873.

Van Tieghem, Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. Sc. nat. 6. Ser. Tom. 1, p. 24. (Vgl. d. Litt. zu § 44 unten).

5. Harzausscheidungen: Harz, Bulletin Soc. Imp. d. Moscou, 1868.

6. Grünfaules Holz:

Vauquelin, Ann. du Muséum d'hist. nat. T. VII (1866), p. 167.

Gümbel, Flora 1858, p. 113.

Bley, Archiv d. Pharmac. 1858.

Fordos, in Comptes rend. Acad. d. Sc. Paris, Tom. 57 p. 50 (1863).

Rommier, Ibid. T. 66 (1868) p. 108.

Prillieux, Bullet. Soc. Bot. d. France, 1877, p. 167.

Cornu, Ibid. p. 171.

7. Blau werdende Boleti:

Schönbein, Verhandl. d. Naturf. Ges. Basel, 3. Heft, 1856, p. 339. Abhandl. d. K. Bayer. Acad. Bd. VII, 1855. Auch Bot. Ztg. 1856, p. 819. Ferner: Bulletin de l'Acad. de Belgique. 2e Sér. Vol. VIII, p. 365 u. 372. — Comptes rendus, 16. Jul. 1860.

Ausführliches Eingehen auf chemische Analysen liegt ausserhalb der Aufgabe dieses Buches. Es sei dafür ausdrücklich verwiesen auf:

Husemann u. Hilger, die Pflanzenstoffe. 2. Aufl. — Auch die erste Aufl. von A. u. Th. Husemann ist zu vergleichen.

Flückiger, Pharmacognosie d. Pflanzenreichs. 2. Aufl. Berlin 1883. Genaue Angaben über Claviceps, Polyporus off., Cetraria etc.

G. Dragendorff, die qualitative und quantitative Analyse von Pflanzen u. Pflanzentheilen. Göttingen 1882.

J. König, Chemische Zusammensetzung d. menschlichen Nahrungs- und Genussmittel. Berlin 1878. (Essbare Schwämme.)

Capitel II. Gliederung des Thallus.

1. Uebersicht.

§ 4. Die Mehrzahl der Pilze welche sich aus Hyphen aufbauen gliedern ihren Thallus in zwei Haupt-Theile, nämlich einen vegetativen, der mit dem seit Trattinick (Fungi austriaci, 1805) eingebürgerten Namen Mycelium bezeichnet wird, und in die von diesem oft in Mehrzahl entspringenden Träger und Erzeuger der Reproductionsorgane, Fruchtträger, Receptacula (Leveillé), Encarpien (Trattinick). In der Schärfe dieser Gliederung bestehen, wie kaum gesagt zu werden braucht, mannichfache Abstufungen. Die von den scharf gegliederten Formen gewonnenen Anschauungen und Benennungen werden oft auf minder differenzirte übertragen. Bei einfachen Fadenpilzformen, wie Protomyces, Entyloma z. B. wo die Reproductions-Zellen direct als Glieder der nicht weiter differenzirten Hyphen entstehen, redet man von einer directen Bildung jener Zellen am Mycelium. In vielen Fällen ist die Grenze zwischen Mycel und Fruchtträger kaum anders als durch willkürliche Convention festzustellen.

Für viele Flechtenpilze ist, entsprechend ihrer eigenartigen Lebensweise, die Gliederung eine von den übrigen etwas abweichende, die traditionelle, in Abth. III zu erörternde Terminologie daher auch eine andere.

Das Mycelium ist der in oder auf dem Substrat verbreitete, aus diesem Nahrung aufnehmende und den Pilz befestigende Theil des Thallus. Es hat diesen Functionen entsprechend in Gestaltung und Wachsthum den bewurzelten Rhizomen höherer Gewächse und noch mehr den Rhizoiden von Moosen ähnliche Eigenschaften. Die Fruchtträger sind blüthen- oder fruchttragenden Sprossen höherer Gewächse vergleichbar, insofern ihre wesentliche Leistung, welcher die Gestaltung entspricht, allgemein in der Erzeugung von Reproductionsorganen besteht.

2. Das Mycelium.

§ 5. Die Mycelien sind bei ihrer Entstehung stets freie Hyphen. Entweder behalten sie diese Beschaffenheit immer, bei dem weitern Wachsthum verflechten sich die Hyphen höchstens locker, ohne zu bestimmt geformten Körpern zusammenzutreten: fädige, flockige Mycelien; oder die Hyphen vereinigen sich zu verlängerten, ästigen Strängen (fibröses, fibrillöses Mycelium), häutigen Ausbreitungen, oder knollenförmigen Körpern, Sclerotien.

1. Die fädige Myceliumform ist jedenfalls weitaus die häufigste, für die meisten Pilze ist sie allein bekannt. Ihre Beschaffenheit ist im Wesentlichen durch dasjenige beschrieben, was oben über die Pilzfäden im Allgemeinen gesagt wurde. Die Verzweignng der Myceliumfäden ist in allen sicher bekannten Fällen monopodial. Die oben beschriebenen Erscheinungen der Ver-

schmelzung von getrennt entstandenen Hyphenzellen, der Schnallenbildung, treten gerade an dem fädigen Mycelium meist am auffallendsten hervor.

Unterschiede in dem Bau der Myceliumfäden bestehen erstlich, selbstverständlich, nach dem Vorhandensein oder Fehlen regelmässiger Querwandbildung, welches, wie schon angedeutet, nach den Gruppen des Systemes wechselt. Vgl. auch unten Capitel V. Innerhalb jeder der beiden hierdurch gegebenen Haupt-Kategorien sind jeder Species, unter gleichbleibenden normalen Wachsthumsbedingungen, bestimmte Wachsthums- und Gliederungserscheinungen als Regel eigenthümlich, so dass nach diesen einzelne Species und Gruppen solcher von anderen unterschieden werden können. Die Unterschiede beziehen sich auf durchschnittliche Grösse der Zellen, die specielle Form, Divergenz der Zweige, die Verschmelzungserscheinungen, etc. Sie sind aber gewöhnlich, wegen der geringen Dimensionen der Objecte, auch bei günstigsten Wachsthumsbedingungen relativ wenig auffallend, so dass ihre sichere Constatirung Aufmerksamkeit erfordert; und sie erfahren nach äusseren Ursachen so vielfache Abänderungen, dass die sichere Erkennung selbst eines bei günstigsten Entwickelungsbedingungen gut characterisirten Myceliums ohne die zugehörigen Fruchtträger in Praxi dann grosse Schwierigkeiten haben kann wenn es unter minder günstigen zur Untersuchung kommt. Allerdings ist man in dieser Sache neuerdings durch sorgfältige Einzeluntersuchungen bedeutend weiter gekommen, so dass eine Feststellung der morphologischen Charactere der Mycelien mit der Zeit für viele Species und Speciesgruppen erwartet werden darf.

Manche, Pilzen aus sehr verschiedenen Einzelgruppen angehörende Faden-Mycelien zeichnen sich aus durch besondere Haft- und Saugorgane (Haustorien), d.h. eigenartige Zweige, welche die Befestigung des Myceliums an das Substrat und meist zugleich augenscheinlich auch die Nahrungsaufnahme aus letzterem bewirken. Solche Organe finden sich bei vielen, — jedoch keineswegs bei allen — den verschiedensten Einzelgruppen angehörigen pflanzenbewohnenden Parasiten z.B. Peronosporeen, Piptocephalis, Uredineen, Erysipheen.

Die Mycelfäden dieser Pilze verbreiten sich auf oder zwischen den Zellen der von ihnen bewohnten Nährpflanze; die Haustorien entstehen an ihnen als besondere, ins Innere der Zellen dringende Seitenzweige von je nach Species sehr verschiedener Gestalt, den extracellulären Hyphen mehr oder minder, oft in äusserstem Grade unähnlich. Den Haustorien dieser Parasiten wenigstens nahe vergleichbare Haftorgane sind von einigen anderen, nicht parasitischen Mycelien bekannt, welche nachher erwähnt werden sollen.

Sorgfältige Einzeluntersuchungen über den Aufbau der Mycelien nicht parasitischer Pilze sind besonders in Brefeld's »Unters. über Schimmelpilze« zu finden.

Als Beispiel einer für grössere Gruppen characteristischen Eigenthümlichkeit kann wohl die oben beschriebene Schnallenbildung angeführt werden. Sie kommt nach den vorliegenden Daten fast nur bei Basidiomyceten vor, besonders Agaricinen; ausserdem bei Tuberaceen, während sie allen übrigen Ascomyceten zu fehlen scheint. Ihr früher (1. Aufl.) angegebenes Vorkommen bei Peziza Sclerotiorum konnte ich neuerdings nicht bestätigt finden. Ob sie übrigens allen Basidiomyceten, oder auch nur allen Agaricinen eigen ist bleibt nach dem derzeitigen Stande der Kenntnisse zweifelhaft, um so mehr als

sie nach Brefeld's Untersuchungen schon innerhalb der Gattung Coprinus bei der einen Species reichlich, bei der andern relativ spärlich und selten auftritt.

Für Mycelien parasitischer Pilze, zumal Erysipheen, Peronosporeen, Uredineen, Ustilagineen, sind scharf hervortretende Charactere reichlicher und länger bekannt. Für viele Arten und Gruppen derselben sind solche zumal in der Haustorienbildung gegeben, für welche nachstehende Beispiele hervorgehoben seien.

Die Myceliumfäden der **Erysipheen**, Fig. 6, 7, sind mit Querwänden versehen, reich verzweigt, mit ihren weitabstehenden Zweigen auf der Epidermis phanerogamer Pflanzen ausgebreitet. Sie sind dieser grösstentheils angeschmiegt, doch leicht von ihr

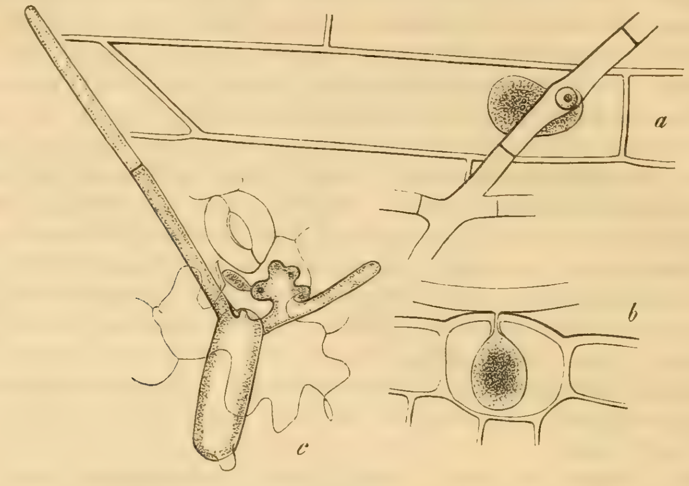


Fig. 6.

trennbar; an einzelnen circumscripten Stellen aber ihr fest aufgewachsen und hier mit je einem Haustorium versehen, welches von der betreffenden Myceliumzelle als Zweig entspringt, in Form eines sehr dünnen Röhrchens die Aussenwand der angrenzenden Epidermiszelle durchbohrt und ins Innere derselben eindringt, um hier zu einer ovalen oder länglichen, bei E. graminis eigenthümlich verzweigten, protoplasmaerfüllten persistirenden Blase anzuschwellen. Je nach den Arten ist der Mycelfaden an der Abgangsstelle eines Haustoriums entweder durch Nichts, höchstens durch eine leichte Erweiterung ausgezeichnet; oder mit einer platten, etwa halbkreisförmigen einseitigen Aussackung versehen, deren Grösse höchstens seinem Querdurchmesser gleichkommt; oder mit Aussackungen von der Form einer den Faden an Breite ebenfalls kaum übertreffenden stumpf gelappten, der Epidermis fest aufgedrückten Scheibe, welche entweder

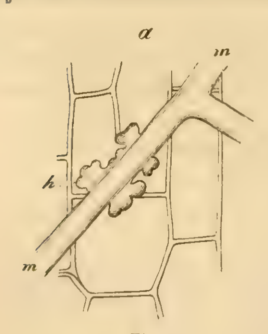


Fig. 7.

Fig. 6. *a*, *b* Podosphaera Castagnei (Lév.) Vgr. 600. *a* Epidermiszellen von Melampyrum silvaticum. Ein ästiger Mycelfaden kriecht über die Aussenfläche und hat ein Haustorium in die eine Zelle eingetrieben. Flächenansicht. — *b* Senkrechter Durchschnitt durch Epidermiszellen mit Mycelfaden und eingedrungenem Haustorium. — *c* Spore (Gonidie) von Erysiphe Umbelliferarum, Keimschläuche treibend auf der Epidermis von Anthriscus silvestris. Der kleinere Keimschlauch rechts bohrt von lappiger Haftscheibe aus ein Haustorium in eine Epidermiszelle ein. Vgr. 375.

Fig. 7. Erysiphe (Oidium) Tuckeri, Myceliumfaden mit gelappter Haftscheibe auf der Oberfläche einer Weinbeere. Vgr. 570. Nach v. Mohl, Bot. Zeitg. 1853, Taf. XI.

an beiden oder nur an einer Seite über die Flanke des Fadens hervortritt. Diese gelappten Haftscheiben sind von Zanardini an der Erysiphe Tuckeri zuerst entdeckt worden.

Die dicken, meist querwandlosen Mycelschläuche der **Peronosporeen**, welche sich im Innern lebender Pflanzentheile zwischen den Zellen, und den Aussenwänden dieser vielfach angeschmiegt verbreiten, treiben in jene Zellen Haustorien welche je nach Species sehr verschiedene Formen annehmen. Bei Cystopus (Fig. 8 *A*), Peronospora nivea, pygmaea, densa u. s. w. sind sie denen der Erysipheen ähnlich, nur viel kleiner, die Zellwände meist (ob immer?) nur tief einstülpend; bei P. parasitica lappig verzweigte, mit ihren blasig-keuligen Zweigen die Nährzellen oft dicht anfüllende Schläuche; bei den meisten pleuroblasten Peronosporen (vg. Fig. 8, *B*) dünne fadenförmige, im Innern der Zellen reichlich kraus verästelte Seitenzweige der intercellularen Schläuche. Bei der Kartoffeln bewohnenden Phytophthora infestans dringen ins Innere der Nährzellen hie und da — häufig in auskeimenden Knollen — Myceliumäste ein, welche kaum mehr einen besondern Namen verdienen.

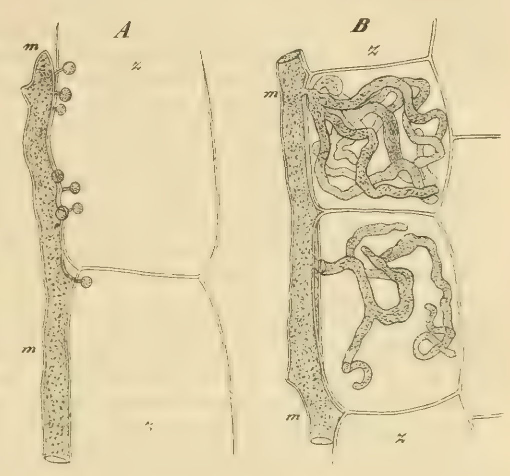


Fig. 8.

Das intercellulare Mycelium der **Uredineen** besitzt vielfach Haustorien welche denen der Peronospora-Arten, zumal der pleuroblasten, ähnlich gestaltet sind.

Auch die krausen intracellularen Mycelzweige der Ustilagineen sind hier zu erwähnen.

Sehr verschieden von den bisher betrachteten sind die Haustorien von **Piptocephalis, Syncephalis, Mortierella.** Piptoc. Freseniana lebt parasitisch auf grösseren Mucorinen und ihr Mycelium besteht wie bei ihren Wirthen aus querwandlosen Schläuchen. Trifft ein wachsender Mycelfaden des Parasiten, sei es mit seinem Scheitel, sei es mit seiner Seitenwand auf einen Mucorschlauch, so erfährt er an der Berührungsstelle eine leichte Erweiterung mittelst deren er sich dem letzteren fest, wie ein Schröpfkopf, aufpresst. Von der Mitte der Berührungsfläche tritt nun ins Innere der Wirthzelle ein Büschel radial divergirender, verzweigter, fadenförmiger Fortsätze, von so grosser Zartheit, dass über ihre feinere Structur nichts ausgesagt werden kann. Die Länge welche diese Saugfäden erreichen, kommt dem Querdurchmesser des Mucorschlauches ohngefähr gleich. (Vg. § 43). Aehnliche Erscheinungen des Eindringens beschreiben van Tieghem und Le Monnier für Mortierella und Syncephalis, nur dass hier die in den Wirth eingedrungenen Schläuche von denen des übrigen Myceliums weniger verschieden sind.

Eine mit der beschriebenen verwandte, wenn auch in wesentlichen Punkten verschiedene Erscheinung sind die Haustorienknäuel des gleichfalls gewöhnlich auf Mucorarten parasitischen und diesen im Bau ähnlichen **Chaetocladium** Jonesii. Die Schläuche dieses Pilzes, sowohl seines im Substrat verbreiteten Myceliums als des über jenes hervortretenden Thallus, wachsen den Mucorschläuchen welche sie treffen an der Berührungsstelle fest an und treten mit ihnen, durch Auflösung der Zellenmembran an

Fig. 8. *m* Myceliumschläuche kriechend in Intercellularräumen, mit Haustorien welche in die Zellen *z*—*z* eingedrungen sind; *A* von Cystopus candidus aus dem Marke von Lepidium sativum, *B* von Peronospora calotheca aus dem Marke von Asperula odorata. Vergr. 390.

der Verwachsungsfläche und völlige Verschmelzung des beiderseitigen Protoplasma, in offene Communication. Sie treiben dann an diesen Verschmelzungsstellen blasige Aussackungen, welche bei starken Exemplaren in grosser Zahl dicht bei einander auftreten, miteinander Knäuel bildend die Stecknadelkopfgrösse erreichen können. Es ist einleuchtend, dass diese Blasen hier nicht wie die Haustorien in obigen Fällen die Befestigung und Nahrungsaufnahme vermitteln, da solche ja durch die Verschmelzung von Parasit und Wirth geschieht. Sie dienen jenen vielmehr augenscheinlich als Nährstoffreservoirs, denn von ihnen entspringen vorzugsweise die fruchttragenden Thalluszweige. Gegenstand gegenwärtiger morphologischer Betrachtung sind sie aber immerhin in ihrer Eigenschaft als eigenartige Mycelzweige, welche zu besagten physiologischen Leistungen in nächster und ausschliesslicher Beziehung stehen.

Haustorienähnliche Haftorgane eigenthümlicher Art sind den untersuchten Arten von **Sclerotinia** (S. tuberosa, sclerotiorum, ciborioides, Fuckeliana, auch dem als Botrytis cinerea bekannten Gonidienzustande dieser) eigen. Unter nachher zu nennenden Bedingungen bildet das Mycel dieser Pflanzen, oft schon in ganz jugendlichem Zustande, kurze Aeste, welche sich dicht büschelig verzweigen, ihre Zweige zu quastenartigen Knäueln fest zusammendrängen, durch zahlreiche Querwände in kurze Glieder abtheilen und mit der Zeit dunkelbraune Membranen erhalten. Diese Knäuel können stecknadelkopfgross werden; sie sind in dieser stattlichen Entwickelung wohl mit Sclerotien verwechselt worden, mit denen sie nichts zu thun haben. Sie entstehen dann, wenn das Mycelium bei hinreichender Ernährung auf festem Substrat, z. B. Glasplatten wächst, in welches es nicht eindringen kann, und pressen sich diesem Substrat fest an. Auf solchem Substrat in welches der Pilz eindringt, wie geeigneten Pflanzentheilen, kommen die Büschel gar nicht oder nur schwach zur Entwickelung und im letzteren Falle dringen ihre Zweige bald ein, um zu schlanken Myceliästen auszuwachsen. Abbildungen solcher Körper gibt Brefeld, Schimmelpilze IV, Taf. IX.

§ 6. Die Mycelhyphen mancher Pilze verflechten sich, unter geeigneten Bedingungen, zu häutigen Lagern welche beträchtliche Ausdehnung und Mächtigkeit erhalten können.

Dies gilt erstlich für gewisse, im einfachern Falle flockig-fädige Hyphomyceten, wie Aspergillus niger, clavatus, Penicillium glaucum, wenn sie auf der Oberfläche eines nährstoffreichen nassen Substrates wachsen. Auf der Oberfläche von Flüssigkeiten können sie grosse Ausbreitungen bilden, welche sich wie ein Tuch abheben lassen. Die freie, dem Substrat abgekehrte Fläche der Myceliumhaut bedeckt sich in solchen Fällen der Regel nach mit den fadenförmigen Fruchtträgern.

Als zweite Reihe von Beispielen sind viele — möglicher Weise die meisten — derben, zumal holzigen, holzbewohnenden Hymenomyceten zu nennen, deren Mycelien auf der freien Fläche des Substrates oder in den Spalten im Innern cariöser Baumstämme sehr derbe, bei manchen Formen ausgedehnte, mehrere Millimeter starke Häute und Krusten bilden können. Von den Häuten sieht man theils die Fruchtträger direct entspringen, anderntheils einzelfädige oder auch strangförmige Abzweigungen, welche in das Substrat eindringen. Andere Beispiele aus anderen Gruppen kommen hie und da vor und sind in der Speciallitteratur zu finden.

Ueber den Bau der Myceliumhäute ist, abgesehen von dem unten zu besprechenden Specialfalle des Agaricus melleus, nach den vorliegenden Untersuchungen dem Gesagten nichts allgemein bemerkenswerthes hinzuzufügen, als dass sie sämmtlich Pilzen mit querwandigen Hyphen angehören. Dass

die Einzelheiten des Baues nach Species verschieden sind ist selbstverständlich.

Myceliumhäute welche steril gefunden worden sind, haben in früheren Zeiten mehrfach besondere Gattungs- und Speciesnamen erhalten. Persoons (Mycol. Europ. p. 96) Genus Mycoderma mag wohl grossentheils aus solchen, zu Hyphomyceten resp. Ascomyceten gehörigen Formen bestehen. Auch das Racodium cellare Pers. (Syn. fungor. 701), welches die bekannten olivenbraunen Ueberzüge auf alten Fässern im Keller bildet, ist, soweit bekannt, ein aus lockern verflochtenen Fäden gebildetes Mycelium, dessen Herkunft und Fortpflanzungsorgane noch gänzlich unbekannt sind.

Festere Häute bilden die von Tode und Persoon Athelia und Xylostroma genannten Mycelhäute. Die Athelien sind sterile Zustände, zum Theil vielleicht unentwickelte Fruchtträger von Thelephoreen (Thelephora, Hypochnus); die Xylostromen jene in cariösen Baumstämmen vorkommenden, oft holzige, lederartige Consistenz zeigenden Ausbreitungen derber, holzzerstörender Hymenomyceten, wie Polyporus abietinus, Thelephora hirsuta, crocea Schrad., suaveolens, setigera Fr., Trametes Pini, Daedalea quercina und anderer Species dieser und verwandter Gattungen.

§ 7. Bei vielen Pilzen vereinigen sich die Hyphen des Myceliums zu Strängen, welche nach ihrer Gestalt, Verzweigung und Verbreitung im Substrat den Wurzeln höherer Gewächse makroskopisch mehr oder minder ähnlich sehen. Schon manche Hyphomycetenformen, z. B. die als Acrostalagmus bekannten zeigen zu solcher Strangbildung Neigung. Sehr verbreitet ist dieselbe unter den Pilzen mit zusammengesetztem Fruchtkörper, z. B. den Phalloideen, vielen Lycoperdaceen, Hymenogastreen, Nidularieen, Sphaerobolus; vieler Agaricinen z. B. Agaricus campestris, praecox, dryophilus, aeruginosus, metatus, androsaceus, Rotula, platyphyllus, melleus; — von Ascomyceten: Elaphomyces, Genea-Arten, Peziza Rapulum Bull., P. fulgens; auch das endophyte Mycel von Polystigma stellare Lk. ist hier zu nennen. Es bedarf nach Nennung dieser Beispiele kaum der ausdrücklichen Bemerkung, dass die Strangbildung keineswegs immer allen Angehörigen der durch die angeführten Namen bezeichneten Verwandtschaftskreise zukommen muss; vielmehr kann dieselbe selbst unter nah verwandten Species der einen fehlen, anderen eigen sein.

Wie schon erwähnt verbreiten sich die Stränge in oder auf dem Substrat, acropetal in die Länge wachsend und gleichartige Zweige treibend, deren Anordnung kaum für eine bestimmte Einzelspecies strenge Regelmässigkeit erkennen lässt. Wohl in allen Fällen endigen die Stränge theils frei und mit verjüngten Spitzen, theils anastomosiren sie und bilden miteinander gröbere oder feinere Netzmaschen, theils lösen sich ihre Enden in ein lockeres Fadengeflecht auf oder breiten sich, sei es einzeln sei es dass mehrere zusammenfliessen, zu Häuten aus, welche das Substrat überziehen, in demselben befindliche Körper umspinnen u. s. w. Von solchen Ausbreitungen können dann wiederum Stränge ihren Ursprung nehmen. Wie besonders das nachher zu beschreibende Beispiel des Agaricus melleus zeigt, ist dieser Wechsel der Gestaltung wesentlich abhängig von den Eigenschaften der Umgebung und ihrem Einfluss auf die Ernährung des Pilzes.

In den meisten untersuchten Fällen sind die Stränge aus überall gleichartigen, nach Species verschiedenen querwandigen Hyphen aufgebaut. Die-

selben verlaufen im allgemeinen in der Längsrichtung des Stranges, gerade oder undulirt, seitlich fest mit einander verwachsen (Polystigma stellare, Agaricus Rotula, metatus u. a.) oder locker verfilzt (Elaphomyces, Nidularieen, Scleroderma, Hymenogastreen.

Etwas complicirter gestaltet sich der Bau bei den untersuchten Phalloideen, Lycoperdaceen und einigen Agarici. Die im Boden kriechenden Stränge von Phallus impudicus erreichen eine Länge von mehreren Fuss, eine Dicke von bis 2 mm. Ein Querschnitt durch die stärkeren Aeste lässt eine dünne, feste, weisse äussere Lage oder Rinde und einen von dieser umschlossenen, dicken Cylinder von bräunlicher Farbe und gallertigem Aussehen (Mark) unterscheiden. Die mittlere grössere Partie der Marksubstanz besteht aus einem zähen Gallertfilz, dessen Hyphen longitudinal, leicht geschlängelt verlaufen und von ungleicher Dicke sind. Der äussere Theil der Marksubstanz wird ausschliesslich von dickeren Fäden gebildet. Die Rinde besteht aus einigen wenigen Lagen weiter, dünnwandiger Hyphen, welche in engen Schraubenwindungen fest um den Markcylinder gewickelt sind, wie der Draht einer umsponnenen Saite. Man erkennt leicht, dass diese Fäden von den peripherischen Elementen des Markes als Zweige entspringen, bogig nach Aussen laufen und dann in das Geflecht der Rinde eintreten. Sie treiben an der Oberfläche kurze abstehende Zweiglein, welche dem Strange ein kurzhaariges Ansehen verleihen. Die ganze Oberfläche des Stranges ist mit oxalsauerm Kalk bedeckt.

Diesen Strängen in Stärke, Aussehen und Bau sehr ähnlich sind die des Agaricus platyphyllus[1]), nur dass ihre Hyphen durchschnittlich derbwandiger sind und alle longitudinal verlaufen.

Die Stränge von Phallus caninus sind gleichfalls denen des impudicus ähnlich, nur in allen Theilen kleiner. Auch in ihren stärkeren, bis 1 mm dicken Theilen verlaufen alle Hyphen parallel, die weisse Rinde ist durch lockerere Verflechtung der Hyphen, lufthaltige Interstitien und reichliche Ablagerung von oxalsauerm Kalk auf den Hyphen und in den oben (Seite 12) beschriebenen blasigen Zellen von der gallertigen, gelblichen, luftfreien Marksubstanz ausgezeichnet. Aehnlich verhält sich, soweit ich es untersuchen konnte, Clathrus. In den dünneren Zweigen höherer Ordnungen sind Rinde und Mark oft weniger scharf von einander gesondert, erstere jedoch immer durch Kalküberzug ausgezeichnet. Die Stränge von Agaricus campestris, aeruginosus, praecox, Lycoperdaceen, haben das Ansehen der dünneren Aeste von Phallus caninus und im Wesentlichen den gleichen Bau. Das Vorkommen des kleesauren Kalkes ist nach den einzelnen Arten und Gattungen, wie oben (S. 11) erwähnt wurde, verschieden.

Die höchstentwickelte bekannte Strangbildung zeigt das Mycelium von Agaricus melleus, von dessen Bau und Wachsthum Jos. Schmitz eine vortreffliche, später (1. Aufl. d. B.) von mir ergänzte Beschreibung gegeben hat, und dessen Lebensgeschichte von R. Hartig aufgeklärt und dann durch Bre-

---

1) Vgl. Fries, Icones select. Hymenomycetum, I, Tab. 61.

feld's Culturen noch vervollständigt wurde. Eine Uebersicht der Ergebnisse genannter Untersuchungen möge hier um so mehr Platz finden, als A. melleus die einzige hierher gehörende Species ist, bei der man die vollständige Entwickelungsgeschichte kennt. Vorausgeschickt sei, dass A. melleus sich vorzugsweise als Parasit lebender einheimischer Abietineen ernährt (vgl. Abth. III). Er dringt im Boden in Wurzeln oder Stammbasis ein und das Mycelium verbreitet sich daselbst theils in der Cambialzone und dem jungen Baste, hier auf Kosten der saftigen Gewebeschichten plattgedrückte, auch hautartig ausgebreitete Strangnetze bildend; theils von diesen aus in die Rinde und das Holz, zumal dessen Markstrahlen zahlreiche Einzelhyphen sendend, welche in jenem ebenfalls auf weite Strecken wuchern. Von diesen intramatricalen Theilen besonders den subcorticalen können andrerseits Stränge entspringen, welche extramatrical, gewöhnlich im Erdboden, also subterran wachsen und sich verzweigen und den Pilz auf grosse Strecken — von Baum zu Baum — zu verbreiten geeignet sind. Sie werden bis über 3 mm dick und haben runden Querschnitt. Auch in nassem faulem Werkholz kann sich die subterrane Strangform in colossalen Massen entwickeln.

Die cylindrischen subterranen Stränge bestehen im fertigen Zustande aus einem dunkelbraunen, spröden, meist glatten peripherischen Gewebe, Rinde, welche ein weisses feinfilziges Mark umschliesst. Die bei stärkeren Exemplaren papierdicke Rinde baut sich in ihrem äusseren Theile auf aus etwa zwölf und mehr Lagen von Zellreihen (Hyphen), welche der Länge des Stranges nach verlaufen und miteinander in lückenloser seitlicher Verbindung stehen. Die Zellen der Reihen sind zwei bis viermal länger als breit, mit derber brauner Membran versehen, im Querschnitt, der lückenlosen Verbindung entsprechend, polygonal; die der äusseren Lagen enger als die der innern und weit dickwandiger. Die Schichtung ihrer Membranen und die Grenzstreifen zwischen denselben treten nach Einwirkung von Kalilösung deutlich hervor.

Das Mark besteht hauptsächlich aus zähen dünnen, etwa 1,5 mm starken, longitudinal verlaufenden Fäden, welche spitzwinkelig verflochten sind, mit lufthaltigen Interstitien. Ihre Membran ist relativ derb, Querwände und Verzweigung sieht man bei erwachsenen Exemplaren selten.

Die dünnen Markhyphen stehen mit den innersten Rindenlagen im Zusammenhang, auf Längsschnitten sieht man ihrer viele von den Zellen letzterer als Zweige entspringen und sich zwischen diesen durchdrängend, oder direct, in schrägem oder querem Verlauf in das Markgeflecht treten. Die longitudinale Anordnung der an das Mark grenzenden Schichten wird schon hierdurch unregelmässiger, in individuell verschiedenem, manchmal hohem Grade.

Die Entwickelung der subterranen Stränge habe ich an adventiven Zweigen untersucht, welche von alten Exemplaren leicht zu erhalten sind wenn man dieselben im feuchten Raume cultivirt. Der in lebhaftem Längenwachsthum begriffene Scheitel eines solchen Zweiges (Fig. 9 u. 10) ist conisch verjüngt und auf eine Strecke von einigen Millimetern farblos. Er besteht aus einem Geflecht zarter protoplasmareicher Hyphen, deren im Scheitel selbst stehende Endzweige ein locker verflochtenes, durch gelatinös verquollene

Membranen schleimiges Büschel bilden. Dieses setzt sich nach abwärts in der Peripherie des Zweiges fort in den diese bedeckenden, nachher zu besprechenden Gallertfilz; in der Mitte in ein lückenloses, kurzzelliges, unregel-

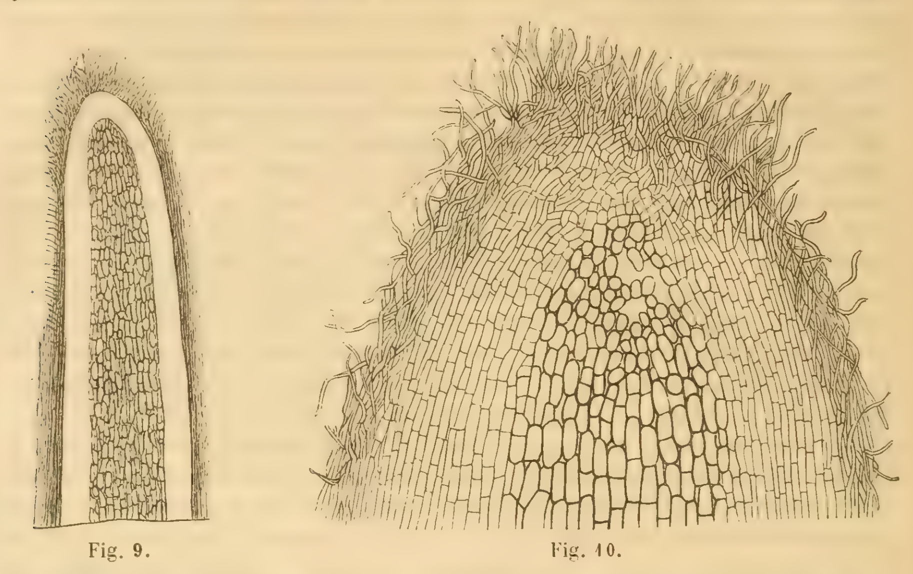


Fig. 9. Fig. 10.

mässiges Hyphengeflecht, welches den conischen Vegetationspunkt des eigentlichen Strangkörpers bildet. In der obersten Region jenes findet lebhafte (meristematische), wegen der dichten Verflechtung nicht ins Einzelne verfolgbare Zellvermehrung statt; dicht darunter, wo die Verbreiterung des Körpers beginnt, theils Streckung und Dehnung, theils weitere Neubildung von Gewebeelementen. Erstere betrifft zunächst und am meisten die axile über ein Drittel der Gesammtdicke einnehmende Partie des Stranges. Ihre Zellen erfahren schon dicht unter dem Vegtationspunkt nur mehr wenige, nachträgliche Theilungen und strecken sich rasch auf eine Dicke

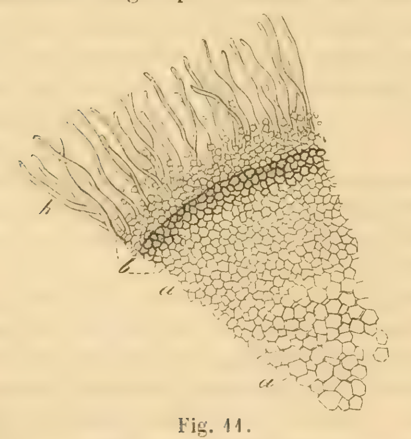


Fig. 11.

Fig. 9. Agaricus melleus. Subterraner Mycelstrang, medianer Längsschnitt durch den wachsenden Scheitel, in durchfallendem Lichte gesehen. Vergr. 40.

Fig. 10. Agaricus melleus. Subterraner Mycelstrang, dünner medianer Längsschnitt durch den wachsenden äussersten Scheitel, 250mal vergr. aber nach stärkerer Vergrösserung ausgeführt.

Fig. 11. Agaricus melleus. Querschnitt durch einen jungen Zweig eines subterranen Mycelstranges, etwa in der untern Hälfte der Fig. 9. *a* das axile grosszellige Gewebe, welches nach aussen in die spätere Rinde übergeht. Die Aussengrenze dieser bei *b*; aussen von *b* der Ueberzug von Gallertfilz, mit zahlreichen abstehenden haarartigen Zweigen *h*. Vergr. 190.

von etwa 12—20 μ und 2—8 mal grössere Länge, sie bleiben dünnwandig, werden vorzugsweise von hyalinem Zellsaft erfüllt und in gerade Längsreihen geordnet. Gegen die peripherische Gewebemasse zu nehmen sie allmählich an Breite ab. (Vergl. Fig. 10 u. 11). In diesem peripherischen Gewebe selbst findet zwar eine deutliche Längsstreckung der Zellen statt, welche ihre Anordnung in longitudinale Reihen deutlicher hervortreten lässt, dagegen nur eine geringe Breitenzunahme. Da der Gesammtumfang des Körpers von der conischen Verjüngung bis zur definitiven Cylinderform eines jeden Querabschnittes stetig wächst und der seitliche Schluss der Hyphen eine lückenloser bleibt, so muss hier Einschiebung neuer Hyphenzweige zwischen erstvorhandene stattfinden.

Mit dem Uebergang in die definitive Cylinderform beginnt auch die Ausbildung der definitiven Structur des Stranges. Die Breitenausdehnung der grossen axilen Zellen hört schon nahe dem Scheitel auf, da wo die peripherischen Schichten an Umfang noch erheblich zunehmen. Folge davon ist, dass die axilen Zellen zumal seitlich auseinander gezerrt, zwischen ihnen Intercellularlücken gebildet werden, welche von Anfang an Luft führen (vgl. Fig. 10). Die Lücken werden in der Mitte des axilen Stranges am meisten erweitert; in dem einfachsten Falle derart, dass ein einziger grosser axiler Hohlraum entsteht, an welchen sich peripheriewärts nur enge Lufträume anschliessen: in anderen Fällen bleiben in der Mitte dieses Raumes einzelne Zellstränge, grösstentheils losgelöst von der Umgebung und daher bald vertrocknend; auch hier entsteht daher im Wesentlichen ein lufterfüllter axiler Hohlraum, dessen Querdurchmesser nach Einzelfällen sehr verschieden, aber wohl immer mindestens halb so gross wie der des ganzen Stranges ist, bei sehr starken Exemplaren eine viel beträchtlichere relative Grösse erreichen kann.

Die Wand von welcher der Hohlraum umschlossen ist, besteht ihm zunächst aus den grossen ursprünglich axilen Zellen. Sie bilden ringsum ohngefähr sechs unregelmässige Schichten, deren äussere, wie schon oben angedeutet, allmählich engzelliger werden. Aus ihnen entsteht, in nachher zu beschreibender Weise, das Mark des fertigen Stranges. Aussen von dieser markerzeugenden Zone folgt die vielschichtige, dichte compacte Gewebelage, welche zur definitiven Rinde des Stranges wird. Dieselbe reicht aber nicht bis zur Oberfläche, diese wird vielmehr eingenommen von einer beiläufig sechs Lagen dicken Schichte von Hyphen mit engem Lumen, aber dick gelatinösen und zu einem homogenen Schleim verflossenen Wänden, der oben erwähnten Gallertfilzschichte. Die Hyphen dieser haben grösstentheils longitudinalen Verlauf und setzen sich in jene des scheitelständigen Büschels fort. Sie geben auch von der Oberfläche abstehende Zweige ab. Von diesen sind zu unterscheiden andere, ebenfalls mit gelatinösen Wänden versehene abstehende Zweige, welche unterhalb des Gallertfilzes, von den durch ihn bedeckten Rindenhyphen entspringen und quer durch jenen hindurch nach aussen treten. Sie finden sich je nach Individuen in verschiedener Zahl und Vertheilung und sind, nach Hartig, von besonderer Wichtigkeit wenn der Pilz zu parasitischer Lebensweise Gelegenheit findet. — Eine absolut scharfe Grenze zwischen den in-

nersten Elementen der Gallertfilzschicht und den äussersten der späteren Rinde ist übrigens in den früheren Entwickelungsstadien nicht festzustellen.

Die definitive Gewebeausbildung endlich beginnt mit der Verdickung und Bräunung der Membranen der Rindenhyphen. Sie schreitet, im Querschnitt, von aussen nach innen fort, ihre ersten Anfänge lassen sich bis zur Basis der conischen Scheitelverjüngung hinauf verfolgen. Ist die Bräunung einigermassen fortgeschritten, so vertrocknet der bedeckende Gallertfilz; an alten Strängen ist von ihm meist keine Spur mehr vorhanden. Zugleich beginnt im Innern die Bildung der definitiven Markhyphen, und zwar entstehen diese wie Fig. 12 zeigt, als dünne seitliche Auszweigungen an den Zellen der markerzeugenden Zone und der von dieser ja nicht scharf geschiedenen innersten Rindenlagen, treten indem sie sich verlängern und verzweigen in den axilen Hohlraum und füllen, zwischen einander geflochten, diesen in oben beschriebener Weise aus. Da die markerzeugende Zone immer mehrere Zellschichten stark ist und sich die von den äusseren derselben in den Markraum tretenden Hyphen zwischen den innern hindurchdrängen müssen, so können letztere vielfach verdrängt, zusammengedrückt werden, so dass die oben erwähnte unregelmässig aufgebaute Grenzzone zwischen Mark und Rinde zu Stande kommt. Ein subterraner Strang kann gleichnamige Zweige bilden, in verschiedener Zahl und stets regelloser Anordnung. Wo ein Zweig später auftritt, findet zuerst in den inneren Rindenlagen die Neubildung eines dichten Pseudoparenchympolsters durch Sprossungen der dort befindlichen Zellen statt und von dem Polster erhebt sich nach einigen Tagen der Strangvegetationspunkt, welcher die Rinde des Mutterstranges durchbrechend in der beschriebenen Weise wächst. Seine definitiven Markhyphen treten in Continuität mit dem Marke des Mutterstranges. Wie Schmitz zuerst beschrieben hat, wird, wenigstens bei den Culturen alter Stränge in feuchtem Raum, der Ort jeder künftigen Zweiganlage einige Tage vor ihrem Hervorbrechen angezeigt durch das Auftreten eines kleinen, ($^1/_2$—1 Millim. grossen), theils unter, theils, nach Hartig, auch aus der Oberfläche ent-

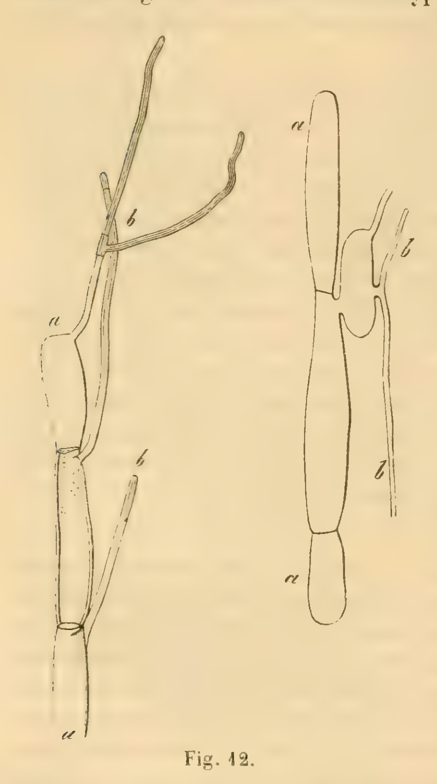


Fig. 12.

Fig. 12. Agaricus melleus. Subterraner Mycelstrang. Freipräparirte Stücke des grosszelligen ursprünglich axilen Gewebes *a*—*a*, aus welchen die definitiven Markhyphen *b* als Zweige auswachsen. Vergr. 390.

springenden flockigen Hyphenbüschels, welches mit dem Erscheinen des Zweiges selbst zerfällt und schwindet.

Die in dem lebenden Baum subcortical auftretenden stärkeren Stränge und hautartigen Ausbreitungen sind, nach Hartig, den beschriebenen subterranen in Bau und Entwickelung gleich, mit Ausnahme der durch die Formverschiedenheit gegebenen Differenzen, der oft geringeren Massenentwickelung und schwächeren oder ganz fehlenden Bräunung der äusseren Rindenschichten. Sehr dünne Mycelhäute und dünne, zottig verästelte Zweige welche manchmal am Rande grösserer Mycelkörper entspringen, haben einfachern Bau, sie bestehen nur aus Rindenhyphen. Eine wesentliche Eigenthümlichkeit dieser sämmtlichen Stränge und Ausbreitungen besteht aber darin, dass die in grosser Zahl von der Oberfläche haarähnlich abstehenden Hyphen in Rinden- und Holzgewebe eindringen und sich hier verbreiten und verästeln als die Nahrung aufnehmenden Organe des Pilzes. In den durch sie in Zersetzung übergehenden Tracheiden des Fichtenholzes zeigen sie manchmal blasige Anschwellungen, welche an die inneren Rindenschichten der Stränge erinnern, und welche die Tracheiden in grosser Zahl, ein blasiges Gewebe miteinander bildend [1]), erfüllen können.

Brefeld hat die Lebensgeschichte des Mycels von A. melleus vervollständigt indem er dasselbe aus den Sporen in künstlich dargestellter Nährlösung (Zwetschendecoct) erzog. Aus dem Keimschlauch, welchen in der Objectträgercultur die Spore trieb, entwickelte sich binnen etwa 8 Tagen ein zartes, verzweigtes, radial ausgebreitetes primäres Fadenmycelium. In der Mitte der einige Millimeter grossen runden Ausbreitung traten dann dichte, büschelige Verzweigungen vereinzelter oder mehrerer benachbarter Hyphenäste auf, welche Büschel sich aufrecht erhoben und — nach Art unten (§ 8) zu beschreibender Sclerotien — zu dichten, (nach den Abbildungen stark stecknadelkopfgrossen) Knäueln verflochten. Die Knäuel nahmen durch Schwellung der Hyphenzellen pseudoparenchymatische Structur, ihre Aussenfläche grossentheils braune Farbe an. An einer Mehrzahl derselben traten dann, und zwar an einzelnen ungefärbt bleibenden Stellen ihres nicht aus der Nährlösung hervorragenden Theiles, ein oder mehrere Vegetationspunkte auf, aus welchen sich Mycelstränge von der beschriebenen subterranen Form entwickelten. Das primäre Fadenmycelium steht mit dem Beginn der Strangbildung in seinem Wachsthum still. Von den Strängen selbst gilt das Gleiche sobald die Nährlösung erschöpft ist. Wurden dieselben aber auf Brot oder in grösseren Quantitäten Nährflüssigkeit cultivirt, so wuchsen sie unter reicher Verzweigung lebhaft weiter und zwar wesentlich die beschriebene subcorticale Structurform annehmend. Innerhalb des Substrats blieben sie ungefärbt, an der Luft trat Bräunung der Rinde ein. Mit Verlangsamung und Stillstand des Längenwachsthums erfolgte besonders reichliche Entwickelung der von der Oberfläche abstehenden gelatinösen Hyphen. Diese bildeten an der Oberfläche der Culturflüssigkeit dicke hautartig verflochtene Ueberzüge, welche blasig-pseudoparenchymatische Structur und an der Berührungsfläche mit der Luft

---

1) Vgl. R. Hartig, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes p. 59.

gebräunte Zellwände annahmen. Nach mehrmonatlicher Winterruhe sprossten aus den Culturexemplaren, von diesen ernährt, wiederum reichliche Stränge der subterranen Form aus, deren Eindringen in lebende Kiefernwurzeln und subcorticale Weiterentwickelung in diesen beobachtet wurde.

Die Entwickelung der in Abth. II zu beschreibenden Fruchtträger beginnt, nach Hartig, an den Strängen beiderlei Art in ähnlicher Weise wie die beschriebene Bildung gleichnamiger Zweige der Stränge.

Weitere Einzelheiten und Variationen, deren reichliches Vorhandensein bei der Vielgestaltigkeit und vielseitigen Anpassung der Stränge des A. melleus nicht Wunder nehmen kann, sind in den unten citirten Arbeiten Hartig's und Brefeld's zu finden. Ich habe nach diesen und neueren eigenen Untersuchungen meine früheren Angaben, und auch einzelne der genannten Autoren zu berichtigen gesucht. Manche Angaben sind auch durch die vorliegenden Untersuchungen noch nicht aufgeklärt. So meine frühere (1. Aufl.) Notiz, dass alte starke Exemplare der subterranen Form »oft eine unebene, runzelige Rinde haben, in welcher, wohl durch spätere Wucherung, die Zahl der Zellenschichten stark vermehrt und ihre Stellung unregelmässig ist. Im Innern solcher Exemplare fand ich öfters, doch nicht immer, eine braune, der Rinde concentrische Zone, von dieser durch eine schmale Schicht gewöhnlichen Markgewebes getrennt und ihrerseits einen Strang des letzteren umschliessend. Diese Zone besteht aus Fäden, welche braunhäutig und sehr fest miteinander verflochten, im Uebrigen den gewöhnlichen Elementen des Markes gleich sind, in letztere auch continuirlich übergehen. Eschweiler's Darstellung vom Bau der Rhizomorphen ist wohl auf die Untersuchung solcher Exemplare gegründet.«

Gelegentliche Untersuchungen mögen diese wenig wesentlichen Dinge ins Klare setzen. Von grösserem Interesse ist die Frage, ob die von Brefeld beobachtete erste Myceliumentwickelung, speciell die primäre Bildung der subterranen Stränge dem A. melleus immer zukömmt, oder ob nicht vielleicht aus dem primären Fadenmycel direct subcorticale Bildungen dann hervorgehen, wenn die Sporenkeimung auf einem Substrat erfolgt, welches parasitisches Wachsthum möglich macht, also auf einer lebenden Coniferenwurzel. —

Die Geschichte der Kenntnisse von dem Mycelium des Agar. melleus ist merkwürdig genug. Bis zur Entdeckung ihrer Zugehörigkeit zu diesem Hymenomyceten durch R. Hartig hielt man die braunen Stränge für Repräsentanten einer besondern Pilzspecies, welche Rhizomorpha fragilis Roth hiess, oder man unterschied die subterrane und subcorticale Form als zwei Species, Rhizomorpha subterranea und subcorticalis Persoon. Die Versuche die Fructification dieser Pilze zu finden, führten nun zu den widersprechendsten Ansichten, deren ausführliche, in der 1. Aufl. dieses Buches gegebene Aufzählung und Kritik heute glücklicher Weise gegenstandslos geworden ist. Die Einen, wie P. de Candolle, Eschweiler, Acharius und neuerdings Fuckel suchten die Rhizomorphen als Pyrenomyceten zu legitimiren und gaben für dieselben Perithecien an, welche zum Theil, nach Tulasne, für Gallen zu halten sind, zum andern Theile wirklichen Pyrenomyceten angehören, die auf oder dicht neben den Agaricussträngen angesiedelt waren. Otth erklärte eine Stilbum- oder Graphium-Form, welche man zuweilen auf den alten Strängen findet, in Form schwarzer, borstendicker, 3—4 mm langer, Sporen abschnürender Körperchen, für die Früchte jener; eine Ansicht, für welche die Aehnlichkeit ihres Aufbaues mit dem der Strangrinde sprach, und welche auch jetzt noch in eingeschränkter Bedeutung richtig sein könnte. Die Entscheidung darüber hätte eine Entwickelungsgeschichte der Stilbumform zu liefern, welche nicht vorliegt, und vorläufig ist diese Form mit grösserer Wahrscheinlichkeit für einen Parasiten der Stränge zu halten.

Andere Autoren, wie Palisot de Beauvais und in neuerer Zeit besonders Caspary und Tulasne hielten Hymenomyceten, zumal holzige Polyporeen, für die Fruchtträger der Rhizomorphen, theils wiederum wegen des dichtgeselligen Vorkommens beider, theils wohl auch weil sie strang- oder hautartige Mycelien jener verwechselten mit den

Strängen des Ag. melleus, deren characteristischen Bau sie nicht gehörig unterschieden. So kam es, dass z. B. Caspary die Rhizomorphen selbst zu sehr verschiedenartigen Fruchtträgern in genetische Beziehung setzt, sowohl Polyporus-Arten als Trametes Pini, als Agaricus ostreatus. —

Der Name Rhizomorpha ist nach den heutigen Kenntnissen überflüssig; er sollte und kann gänzlich beseitigt werden, wie ich oben gethan habe. Dasselbe gilt für den oben erwähnten Namen Xylostroma und ist derzeit schon geschehen für Namen wie Himantia Pers., Ozonium P., Hypha P., Hyphasma P., Fibrillaria P., Ceratonema P., Byssus Dill., Dematium Lk. (zum Theil), Corallofungus Vaill. Dieselben bezeichneten wie seit Palisot de Beauvais bekannt ist, sterile Myceliumstränge, welche in feuchtem Waldboden, Kellern, Bergwerken etc. grosse Ausdehnung annehmen können und deren Zugehörigkeit zu bestimmbaren Fruchtformen bei der geringen Aufmerksamkeit welche früher dem Studium der Mycelformen geschenkt wurde unentschieden ist.

Den sterilen in ihrer Zugehörigkeit zweifelhaften Myceliumsträngen schliessen sich auch die Anthinen an, welche von Fries (Pl. homon. 169) als besondere Gattung betrachtet werden. Die Anthinen, von denen ich hier rede, und von welchen ich die Abtheilung Pterula Fr. ausschliesse, weil sie durch fruchttragende Pilzkörper ausgezeichnet zu sein scheint, sind cylindrische oder bandförmige, durchschnittlich zollhohe, bis etwa 1 mm dicke Pilzkörper, welche sich senkrecht von einem flockigen (in faulem Holz, Laub u. s. w. wuchernden) Mycelium erheben und in ihrem oberen Theile gabelig oder fächerförmig verästeln. Sie sind lebhaft roth (A. flammea, A. purpurea) oder blassbraun (A. pallida) gefärbt. Sie bestehen aus einem Strange paralleler, durch eine homogene Zwischensubstanz fest mit einander verbundener Hyphen, entstanden aus dem Zusammentreten der in dem Substrat wuchernden. Indem sich das Bündel oben spaltet oder seine Fäden strahlig auseinandertreten, entstehen die gegabelten oder fächerförmigen Enden. Oefters findet man Exemplare, deren Spitzen gegen den Boden gebogen und hier in ein flockiges Mycelium aufgelöst sind, oft auch netzförmige Anastomosen. Eine Fructification fand ich bei diesen Gebilden nicht, obgleich Fries von A. flammea sagt: affusa aqua secedunt sporidia. Die kleinen, den Fäden seitlich ansitzenden Zellen, welche ich bei A. pallida hie und da gefunden und früher als Sporen bezeichnet habe, möchte ich jetzt als sehr zweifelhafte Gebilde betrachten.

§ 8. Mit dem Namen Sclerotien werden dichte, knollenähnliche Körper bezeichnet, welche sich an dem aus der Spore entstandenen, fädigen, primären Mycelium entwickeln, Reservestoffe aufspeichern, nach vollendeter Ausbildung sich abgliedern, und endlich, meist nach längerem Ruhezustande, auf Kosten ihrer Reservestoffe Zweige treiben welche zu Fruchtträgern werden.

Sie entstehen meist frei auf dem Substrat, resp. an den Wänden weiter Lücken desselben, in manchen Fällen jedoch auch in dichten Geweben phanerogamer Pflanzentheile.

Ihre Gestalt und durchschnittliche — übrigens von der Quantität und Qualität der zugeführten Nahrung jedesmal abhängige Grösse sind nach Species sehr verschieden. Die Sclerotien von Typhula variabilis sind z. B. meist etwa senfkorngrosse Kügelchen, die von Sclerotinia Sclerotiorum äusserst verschiedengestaltig, und einerseits von weniger als Erbsengrösse andererseits haselnussgrosse Brocken oder bis zollbreite unförmliche Kuchen bildend; die der Claviceps-Arten hornförmige stumpf dreikantige Körper, welche je nach Species und Ernährung über zolllang und einige Millimeter dick werden, oder klein, kaum 1 cm lang und 1 mm breit sein können u. s. w.

Der Bau dieser Körper im fertigen Ruhezustand stimmt bei allen in einigen Hauptpunkten überein. Ihre Hauptmasse besteht aus einem gleich-

förmigen compacten Gewebe, dem Marke, welches — mit einer einzigen (unten sub d beschriebenen) Ausnahme — von einer Aussenschicht besonderer Structur, der Rinde oder Oberhaut rings umgeben wird. Beide Theile sind relativ wasserarm. Das Mark stellt ein dichtes Hyphengeflecht oder Pseudoparenchym dar, dessen Gewebeelemente farblos oder blass sind und reichliche Reservenahrung enthalten; und zwar je nach den Einzelfällen in Form stark verdickter gelatinöser Zellmembranen bei engen, wenig feste Substanz enthaltenden Zelllumina (z. B. Sclerotinia-Arten, Typhula gyrans etc.); oder in Form grosser Fettanhäufungen (Claviceps) oder feinkörnig-protoplasmatischer Substanz (Coprinus stercorarius u. a.) bei zart bleibenden Zellwänden. Genauere Untersuchungen der Reservestoffe sind nur für die Claviceps-Sclerotien[1]) vorhanden.

Die Rinde besteht aus einer oder mehreren Lagen mit ganz oder theilweise sclerotischen und dunkel gefärbten Membranen versehener Zellen, welche an festen Inhaltsbestandtheilen mindestens arm sind.

Innerhalb dieses allgemeinen Rahmens sind die speciellen Structurverhältnisse nach den Species sehr verschieden. Aeusserliche Aehnlichkeit der Sclerotien zeigt nicht immer Uebereinstimmung der inneren Structur an. Letztere kann bei den Species eines engen Verwandtschaftskreises die gleiche, oder auch sehr ungleich beschaffen sein. Zur Verdeutlichung dieser Verhältnisse seien nachstehende, grösstentheils schon in der 1. Aufl. d. B. beschriebene Einzelheiten mitgetheilt.

a. Die Sclerotien der **Sclerotinia-Pezizen** (P. tuberosa, Sclerotiorum, Fuckeliana Candollei, ciborioides, baccarum u. a.) sind mit einer dünnen, schwarzen, glatten oder rauhen Rinde und einem im trockenen Zustand weissen oder weisslichen Marke versehen. Letzteres ist ein festes knorpeliges Gallertgewebe, ohne alle (Scl. Fuckeliana) oder mit relativ wenigen luftführenden Lücken. Seine Fäden sind cylindrisch, septirt, nach allen Richtungen durcheinandergeflochten; auf dünnen Durchschnitten haben daher ihre Lumina alle möglichen Formen, je nachdem sie der Schnitt quer oder schräg oder der Länge nach getroffen hat. (Fig. 13, 14). Der Inhalt der Zellen ist im feuchten Zustande fast nur wässerige Flüssigkeit, im trockenen Luft. Gegen die Rinde hin werden die Fäden kurzgliedrig, Durchschnitte zeigen daher hier vorherrschend rundliche Zellenumrisse.

Die Rinde selbst besteht aus isodiametrischen, rundlich-eckigen Zellen, welche eine derbe, schwarzbraune Membran haben und fest untereinander verwachsen sind. Bei kleinen Formen (Fig. 12) ist sie nur aus einer bis zwei, bei grösseren (Pez. tuberosa, P. Sclerotiorum Fig. 14) aus drei bis vier und mehr Zellenlagen gebildet. Im letzteren Falle sind die Zellen meist in unregelmässig radiale, zur Oberfläche senkrechte Reihen geordnet. Es ist meistens leicht nachweisbar, dass die Elemente der Rinde die oberflächlichsten Glieder der das Mark zusammensetzenden Hyphen sind.

Die Weite der Hyphen ist nach den Arten und theilweise auch nach den Individuen verschieden.

Eine Anzahl der hierher gehörigen Formen kommt auf der Oberfläche von Pflanzentheilen, andere innerhalb faulender Pflanzentheile vor. Jene (z. B. Pez. tuberosa, häufig P. Sclerotiorum) zeigen den beschriebenen Bau ganz rein. Von den anderen schliessen manche, z. B. Pez. Sclerotiorum, häufig einzelne abgestorbene Zellen oder grössere Gewebsportionen des Pflanzentheiles, den sie bewohnen, in ihre Substanz ein, was schon Corda beschreibt. Die eingeschlossenen fremden Körper sind ganz unregel-

1) Flückiger, Pharmacognosie d. Pflanzenreichs; vgl. oben S. 17.

mässig und unbeständig in dem Marke zerstreut, in manchen Fällen von einer Schichte schwarzbrauner Rindenzellen umgeben.

Die kleineren Sclerotien dieses Typus dagegen, welche spontan in faulen Blättern vorkommen (Peziza Candolleana Lév., P. Fuckeliana) nehmen an den Punkten, wo sie sich entwickeln, regelmässig von der Blattsubstanz Besitz. Sie stellen schwielenartige

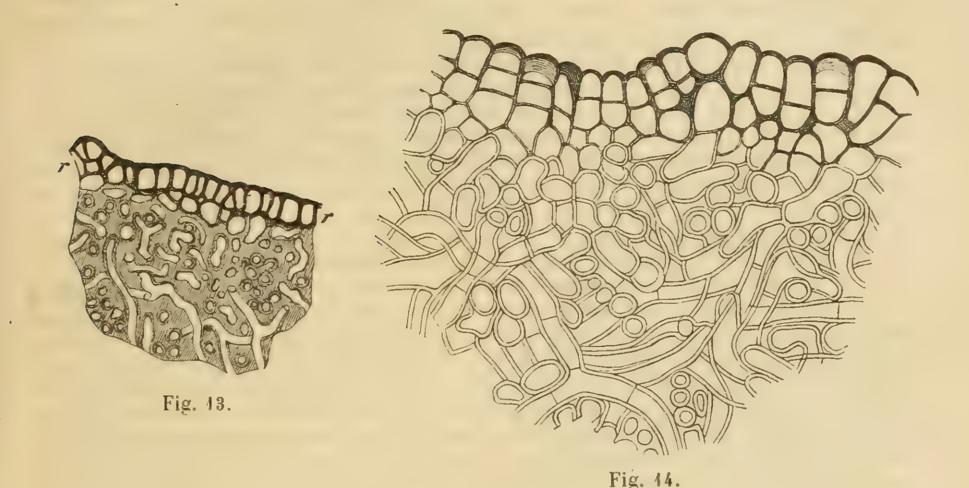


Fig. 13. Fig. 14.

Anschwellungen des Blattes dar, welche aus den Gewebeelementen des Sclerotium bestehen, zwischen denen die abgestorbenen Elemente des Blattes mehr oder minder verschoben und auseinandergedrängt eingelagert sind. Die Art und Weise wie das Sclerotium das Blattgewebe occupirt ist nach Species verschieden. Das Sclerotium der P. Fuckeliana z. B. (vgl. S. 40, Fig. 19) bewohnt nur das Parenchym und die Oberhaut der Weinrebenblätter, zuweilen überwuchert es aber selbst die Haare, so dass es stachelig erscheint; es kommt häufig längs der Blattrippen vor, aber immer nur ausserhalb der Holzbündel. Das von Peziza Candolleana auf Eichenblättern fand ich ebenfalls nur im Blattparenchym. Ein ebenfalls einer kleinen Peziza angehöriges, Prunus-Blätter bewohnendes Sclerotium dagegen drängt sich zwischen alle Formelemente der Blattrippen ein.

b. Einen von dem ersten Typus wenig verschiedenen Bau haben die Sclerotien mehrerer Hymenomyceten, nämlich des **Agaricus** cirrhatus P. (?) und Agar. tuberosus Bull. und des **Hypochnus** centrifugus Tul. Der Hauptunterschied von dem Typus *a* beruht darin, dass die Wand ihrer Rindenzellen nicht schwarz, sondern gelbbraun gefärbt ist; die Oberfläche der Rinde ist meistens ziemlich glatt, bei Hypochnus centrifugus uneben oder filzig durch einzelne bleibende Reste der Hyphen, welche das jugendliche Sclerotium umgeben. Die Fäden des Markgewebes und ihre Membranen haben je nach der Species verschiedene Dicke; sie enthalten meistens vorzugsweise wässerige Flüssigkeit resp. Luft, bei Hypochnus centrifugus Oeltropfen. Auch bei denjenigen der genannten Sclerotien, welche sich im Innern faulender Pflanzentheile (Schwämme) entwickelt haben, fand ich niemals Gewebeelemente der letzteren in dem Marke eingeschlossen.

c. Etwas abweichend von dem beschriebenen ist der Bau eines in Rabenhorst's Herb. mycol. Nr. 1791 enthaltenen Sclerotium, dessen Bestimmung als Scl. stercorarium jedenfalls unrichtig, dessen Herkunft zweifelhaft ist. Sein weisses Markgewebe besteht

Fig. 13. Stück eines dünnen Querschnittes durch ein Sclerotium von Sclerotinia Fuckeliana, 390fach vergr. *r* Rinde.

Fig. 14. Dünner Durchschnitt durch ein reifes Sclerotium von Sclerotinia Sclerotiorum (Libert). Rinde und angrenzende Markportion. Vergr. 375.

aus cylindrischen, dünnwandigen, wässerige Flüssigkeit enthaltenden Hyphen, meist ziemlich locker verflochten, mit lufthaltigen Interstitien. Gegen die Oberfläche hin geht das Mark allmählich über in eine vielschichtige Hülle von engeren Fäden, welche vorzugsweise parallel der Peripherie verlaufen und zu einem lückenlosen Gewebe verbunden sind. Die inneren Lagen dieses Gewebes sind farblos, nach aussen zu werden die Membranen allmählich gelbbraun, die der äussersten Lagen sind bis zu sehr beträchtlicher Verengerung des Lumens verdickt; das ganze Sclerotium ist somit von einer festen, mehrschichtigen, unebenen Rinde umgeben.

d. Das lebhaft gelb gefärbte, jedenfalls auch einem **Agaricus** angehörende Scl. muscorum besteht aus einem Geflecht weiter, dünnwandiger Hyphen mit engen, lufthaltigen Interstitien. Die Hyphen sind ordnungslos theils aus gestreckt-cylindrischen, theils aus kurz-blasigen Zellen zusammengesetzt. Letztere enthalten eine homogene, trübe, gelbliche Protoplasmamasse, oder wässerige Flüssigkeit, in welcher gelbe Oeltröpfchen suspendirt sind. Die Oberfläche des Sclerotium ist für das blosse Auge etwas dunkler gefärbt, als die Mitte, auf Durchschnitten zeigt aber das Mikroskop überall die gleiche Structur, Mark und Rinde sind nicht deutlich von einander zu unterscheiden. Einzelne Zellen der Oberfläche ragen als cylindrische Papillen nach aussen hervor.

e. Das Sclerotium des **Coprinus** stercorarius Fr. hat in seinem schneeweissen Mark einen ähnlichen Bau, wie Scl. muscorum. Dasselbe stellt ein Pseudoparenchym dar, aus weiten, unregelmässig rundlichen oder länglichen, ausgebuchteten Zellen und einzelnen cylindrischen Hyphen gebildet, alle Zellen sind sehr dünnwandig und von einer farblosen, gleichförmig-feinkörnigen, ziemlich stark lichtbrechenden protoplasmatischen Substanz gefüllt, welche sich, aus den verletzten Zellen ausgetreten, in Wasser vertheilt und dieses trübt. Diese Zellen bilden ein dichtes, im trockenen Zustande hartes Gewebe, mit mehr oder minder zahlreichen, engen, lufthaltigen Lücken. Gegen die Peripherie hin werden die Zellen des Markes plötzlich kleiner. Die Oberfläche des Sclerotium wird von einer, dem blossen Auge schwarzen, im trockenen Zustande runzeligen, festen Rinde gebildet. An der Grenze des Markes zeigt diese vier bis fünf unregelmässige Lagen kleiner Zellen, von der Gestalt und Grösse der äussersten Zellen des Markes, aber mit brauner Membran und wie es scheint stets wasserhellem Inhalt. Diese Schicht wird umgeben von der aus drei oder mehr Lagen grosser Zellen bestehenden oberflächlichen Rindenschicht. Die Zellen der letzteren sind meist von unregelmässig rundlicher Gestalt, an Umfang den grössten Markzellen mindestens gleich, sie haben eine wenig verdickte dunkle, violettschwarze Membran und enthalten wässerige Flüssigkeit resp. Luft. Von denjenigen dieser Zellen, welche die äusserste Oberfläche der Rinde bilden, ragen viele unregelmässig über die anderen nach aussen vor, manche verlängern sich zu kurzen, unregelmässigen Haaren oder Papillen, bei anderen ist der nach aussen gewendete Theil der Membran unregelmässig zerrissen — daher die Rauheit der Oberfläche.

f. Die Sclerotien von **Typhula** phacorrhiza, T. gyrans, T. Euphorbiae Fuck., T. graminum Karst. u. a., haben die gallertig-knorpelige Marksubstanz des Typus *a*, hinsichtlich der Dicke und Festigkeit der Membranen sind geringe Artverschiedenheiten vorhanden. Der Inhalt der Hyphen besteht aus klarer oder von spärlichen Körnchen durchsäeter wässeriger Flüssigkeit, nur T. graminum zeigt die Fäden von homogen trübem Protoplasma dicht erfüllt. Die Rinde dieser Formen ist eine einfache Lage gleichhoher und mit ihren Seitenwänden lückenlos verbundener Zellen, welche deutlich als peripherische Glieder der Markhyphen zu erkennen sind, so unähnlich sie diesen auch in der Structur sein mögen. Die Zellen haben tafelförmige oder kurz prismatische Gestalt, ihre Seitenwände sind häufig wellenförmig ausgebuchtet, Innen- und Seitenwände wenig, die Aussenwände dagegen sehr stark und nach Art der Epidermis-Aussenwand von Gefässpflanzen verdickt, mit glatter (Fig. 15 *c*) oder warziger (Fig. 15 *a*, *b*) Aussenfläche. Die Rinde gleicht somit auffallend der derben, spaltöffnungsfreien Epidermis vieler Gefässpflanzen.

g. Bei den Sclerotien von **Typhula** variabilis Riess, **Peziza** Curreyana hat die Rinde im Wesentlichen den gleichen Bau, wie beim vorigen Typus. Dagegen ist die weisse oder bei P. Curreyana rosenrothe Marksubstanz aus einem mit lufthaltigen Lücken versehenen Geflechte cylindrischer Hyphen gebildet. Diese sind bei Typhula zartwandig, mit dicht

körnigem Inhalt, bei P. Curreyana mit verdickter, geschichteter Membran versehen. Bei letzterer Art wird das Markgeflecht nach der Oberfläche zu dichter, dem des Typus *a* ähnlicher.

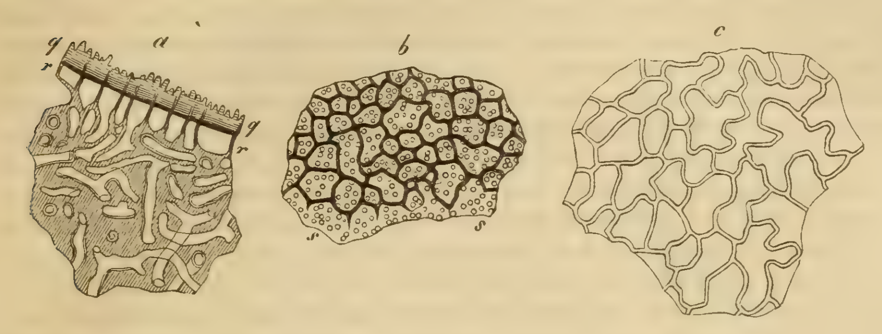


Fig. 15.

h. Die Sclerotien der **Claviceps**-Arten, welche sich als stumpf dreikantige hornförmige Körper in den Blüthen von Gräsern und Cyperaceen auf Kosten der Fruchtknoten entwickeln und als Mutterkorn, Ergot, bekannt sind, bestehen bei der Reife der Hauptmasse nach aus einem schmutzig weissen Gewebe (Mark), welches von einer violettbraunen Rinde umgeben wird. Das Mark hat die Beschaffenheit eines Pseudoparenchyms, gebildet von cylindrisch-prismatischen Zellen, die durchschnittlich ein- bis viermal so lang als breit sind. Die Zellen sind in gerade oder geschlängelte Längsreihen geordnet, von welchen durch die Entwickelungsgeschichte leicht nachgewiesen werden kann, dass sie die Eigenschaften der Pilzhyphen besitzen. Auch in reifen Sclerotien ist dieses häufig noch deutlich zu erkennen; im Innern derselben befinden sich nämlich nicht selten Risse und Spalten, welche von einem dünnen Filz ausgekleidet oder locker erfüllt werden. Durchschnitte zeigen, dass dieser aus einem Geflecht von Hyphen besteht, welche als Aeste von den Zellreihen des dichten Gewebes ausgehen und, ausser der lockeren Verflechtung, die gleiche Beschaffenheit wie letztere besitzen. — Gegen die Oberfläche des Sclerotium hin ist das Markgewebe in der Regel kurz- und weitzelliger, als in der Mitte. Die Zellen sind allenthalben mit einer ziemlich derben, farblosen Membran versehen und untereinander meistens nach allen Seiten hin fest und lückenlos verwachsen. Sie enthalten grosse, farblose Oeltropfen.

Die Marksubstanz wird zunächst umgeben von einer allenthalben fest mit ihr verwachsenen inneren Rindenschicht: eine bis zwei Lagen von Zellen, deren Inhalt kein Oel zeigt, deren Membranen stark, aussen oft mehr als innen verdickt und dunkel violettbraun gefärbt sind. Um diese innere geht eine äussere Rindenschichte, gebildet aus wenigen oder bis zu zwanzig Lagen longitudinal geordneter oder unregelmässig verzweigter Zellreihen. Ihre Zellen sind eng und mit blass braunvioletter Membran versehen. Sie bildet den feinen, blassvioletten, oft längsstreifigen oder unterbrochenen Reif, welcher das frische Mutterkorn aussen bedeckt und sich von der festen Innenrinde leicht abbröckelt oder abreiben lässt.

Die Sclerotien entstehen, soweit bekannt, alle als secundäre Bildungen an einem primären sporogenen fädigen Mycelium. Der Anfang mancher besteht

Fig. 15. *a* und *b*. Sclerotium der Typhula phacorrhiza. *a* Stück eines dünnen Querschnittes, *r—r* Rindenzellen, *q—q* Aussenschichten derselben. *b* Stück der Rinde, flach ausgebreitet, von aussen gesehen, bei *s*, am Rande des Präparats, ist nur die Aussenseite der Aussenschichten, ohne die Seitenwände der Zellen vorhanden. Vergr. 390. — *c*. Flach ausgebreitete Rindenschicht des Sclerotium von Typhula gyrans, von aussen gesehen. Vergr. 390.

aus einem einzigen, sich alsbald reich büschelig verästelnden Zweig eines Mycelfadens; so bei Coprinus stercorarius, Typhula variabilis und T. gyrans nach Brefeld. Bei anderen sind an der Bildung von Anfang an mehrere einander benachbart entspringende Zweige des primären Myceliums betheiligt; so bei den Sclerotinia-Formen. In beiden Fällen erhebt sich der Sclerotium-Anfang rasch über das Substrat als ein Büschelchen locker verflochtener, den primären im wesentlichen gleicher Hyphenäste. Bei Sclerotinia Sclerotiorum wächst nun das Büschel, durch lebhaftes Wachsthum und Verzweigung seiner mittelst H-förmiger Verschmelzungen vielfach sich verbindenden Fäden, zu einem dichten weissen Ballen von der Grösse des Sclerotiums heran; bis diese Grösse erreicht ist, bleibt der Bau der Fäden der ursprüngliche, die Dicke der neugebildeten Zweige wird oft geringer als die der primären Hyphen, ihre Beschaffenheit ist in allen Regionen des Ballens die gleiche. Die Lücken des Geflechts sind lufthaltig, die Oberfläche durch abstehende Hyphenzweige feinhaarig, das Ganze weich, leicht auf ein verschwindend kleines Volumen zusammenzudrücken. Durch Neubildung in seinem Innern, später auch durch Dehnung der vorhandenen Zellen nimmt das Geflecht nun fortwährend an Dichtigkeit und Festigkeit zu. Zuletzt tritt die für die Species characteristische Verdickung der Membranen, gleichzeitig theilweises Schwinden der lufthaltigen Interstitien und die Differenzirung in Mark- und Rindenschichte ein. Dieser Ausbildungsprocess beginnt im Innern des Geflechtes und schreitet rasch gegen die Peripherie hin fort. Die oberflächlichste Lage des weissen Ballens nimmt an denselben aber keinen Theil, sie verbleibt eine Zeit lang als weisser Filzüberzug über der sich von ihr abgrenzenden Rinde, um zuletzt zu collabiren und unkenntlich zu werden. Das reife Sclerotium löst sich als scharf umschriebener Körper von seiner filzigen Umgebung ab.

Scl. Fuckeliana zeigt bei Cultur auf dem Objectträger die gleichen Erscheinungen; diese werden bei der spontanen Entwickelung im Innern von Phanerogamengewebe durch die Beschaffenheit der Umgebung in selbstverständlicher Weise modificirt. Auch P. ciborioides verhält sich ähnlich, zeigt jedoch specifische Entwickelungsunterschiede.

Das Hyphenbüschel aus welchem ein Sclerotium von Typhula variabilis entsteht, erhebt sich über das Substrat, in welchem das primäre Mycelium verbreitet ist, (bei spontanem Vorkommen faulende Blätter während des Frühlings und Winters, Nährlösungen in Brefeld's Culturen), und seine Verzweigungen verflechten sich zu einem g l a t t e n, weissen, kugelichen Körperchen, welches dem Substrat mittelst eines kurzen, dünnen Stielchens aufsitzt. Die Kugel vergrössert sich rasch durch Bildung neuer Zellen und Zweige in allen ihren Theilen. Sie ist zunächst aus lauter gleichartigen, protoplasmareichen, zartwandigen, stark verästelten Hyphen gebildet, diese dicht, doch mit lufthaltigen Interstitien verflochten. Nur diejenigen Theile der Hyphen, welche die äusserste Oberfläche der Kugel bilden, sind lückenlos aneinandergedrängt; bei Untersuchung sehr junger Entwickelungszustände erkennt man, dass die Oberfläche aus einer Schicht kurzer, gleichhoher Zellen gebildet wird, Gliedern zahlreicher in der Peripherie verlaufender Hyphenzweige. Anfangs sind diese Zellen zartwandig und protoplasmareich, gleich den übrigen Theilen

der Fäden, ihre Membranen farblos. In der Mitte der Kugel dauert das Wachsthum durch Neubildung der Hyphenzweige noch längere Zeit fort: das Mark nimmt hierdurch bedeutend an Umfang zu, die Dicke seiner Hyphen wächst höchstens auf das Doppelte der ursprünglichen, ihre Verflechtung bleibt die gleiche wie Anfangs. Zwischen die Zellen der oberflächlichen Schicht werden schon in sehr frühem Entwickelungsstadium keine neuen eingeschoben; dagegen dehnen sich die vorhandenen nach allen Seiten aus, in der Richtung der Kugeloberfläche stark genug um zur lückenlosen Schicht verbunden zu bleiben. Ihre radialen oder Seitenwände erhalten dabei die oben (sub *f*) beschriebenen welligen Buchtungen, ihre Aussenmembran verdickt sich um den erwähnten Ueberzug zu bilden, und färbt sich dauernd gelb oder durch gelb und gelbbraun zuletzt schwarzbraun; das Protoplasma schwindet. Diese Rindenausbildung setzt sich auch an der Insertion des Stielchens über eine in der Richtung der Kugeloberfläche liegende Zellschicht fort. Die Kugel wird hierdurch von dem Stielchen abgegrenzt und löst sich schliesslich davon los während jenes vertrocknet. — Ganz ähnlich verläuft die Entwickelung bei Typhula gyrans. Was man von der Entwickelung anderer Sclerotien, mit Ausnahme jener von Claviceps kennt, stimmt mit den beschriebenen Vorgängen mit Ausnahme der aus den obigen Angaben (*a*—*g*) von selbst folgenden Einzelheiten der definitiven Differenzirung überein, worüber z. B. die von Brefeld für Coprinus stercorarius gegebene genaue Beschreibung zu vergleichen ist.

Alle Sclerotien, von deren Entwickelung soeben die Rede war, entstehen an dem primären Mycelium an morphologisch nicht fest bestimmten Orten und in unbestimmter, wesentlich von dem Ernährungszustande des Primärmyceliums abhängiger Zahl. Wo mehrere nahe bei einander ihre Entwickelung beginnen, können sie sich mit ihrem weiteren Wachsthum in Eines vereinigen, eine Erscheinung, die zumal bei Pez. Sclerotiorum zur Bildung jener oben erwähnten unregelmässigen Kuchen und Brocken führt, aber auch bei anderen nicht fehlt, z. B. Coprinus stercorarius, und, in geringem Grade, auch Typhula gyrans. — Bei allen in Rede stehenden Sclerotien findet mit dem Beginn der Differenzirung und definitiven Ausbildung eine reichliche Ausstossung von Wasser statt, welches in Form grosser klarer Tropfen auf der Oberfläche hervortritt. — Der ganze Entwickelungsprocess wird unter günstigen Bedingungen rasch — in einigen Tagen — von Anfang bis zu Ende durchlaufen.

Mehrfache, mit dem eigenartigen Parasitismus des Pilzes zusammenhängende Entwickelungs-Eigenthümlichkeiten zeigen die durch Tulasne genauer bekannt gewordenen Sclerotien von Claviceps, das Mutterkorn. (Fig. 16, 17). Das primäre Mycelium occupirt zunächst die Basis des jungen Fruchtknotens in der Blüthe von Gräsern und Cyperaceen. In den gewöhnlichen, hier zuerst allein zu betrachtenden Fällen durchwuchert es rasch den ganzen Fruchtknoten, mit Ausnahme seines Scheitels und zuweilen auch der inneren Schichten seiner Wand; und zwar dermaassen dass der Fruchtknoten in eine weisse Pilzmasse verwandelt wird, welche nur seine Gestalt ohngefähr beibehält und welche auf ihrer tief und eng gyrös-furchigen Oberfläche, in später zu beschreibender Weise (Abth. II) Gonidien bildet, daher Gonidienträger heissen möge (Fig. 16). Von der Fruchtknotenbasis aus müssen die Hyphen der Pilz-

masse eine Strecke weit in das Blüthenstielchen eindringen: andernfalls wäre die Nahrungszufuhr zu dem Pilze kaum denkbar; doch fehlen hierüber genauere Untersuchungen. Ist der Gonidienträger ausgebildet, so erscheint in seinem Grunde, dem Blüthenboden und dem in diesem muthmasslich verbreiteten Mycelium aufsitzend, der Anfang eines Sclerotium, als ein kleiner,

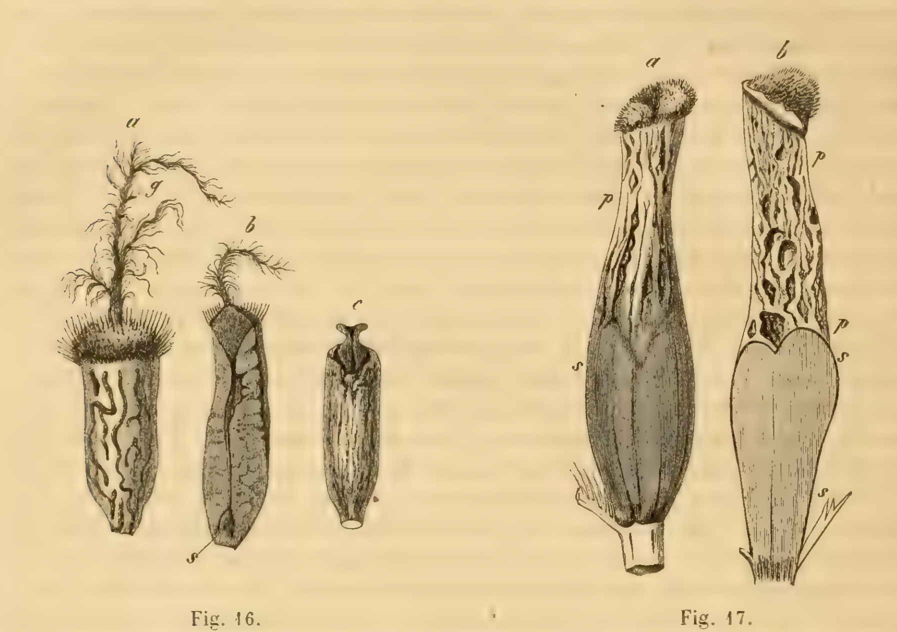


Fig. 16. Fig. 17.

länglicher, von dem weissen Gewebe umgebener, durch grössere Dichtigkeit ausgezeichneter Körper (Fig. 16 *s*). Er besteht zunächst aus dünnen, zarten, von einander trennbaren Pilzfäden, welche in die der Umgebung continuirlich übergehen, nur etwas derber als letztere, und fester aneinandergedrängt sind. Schon sehr frühe erhält seine Oberfläche violette Färbung, indem hier die Zellen die Beschaffenheit der späteren Rinde anzunehmen beginnen. Er nimmt nun an Dicke zu und verlängert sich zu dem bekannten hornförmigen Sclerotium, welches, mit der Basis auf dem Blüthenboden befestigt, zwischen den Spelzen hervortritt. Der Gang seines Wachsthums bedarf noch genauerer Untersuchung. In der Längsrichtung wird dasselbe jedenfalls durch andauernden Zuwachs von der Basis aus unterhalten. Die Dickenzu-

Fig. 16. Claviceps purpurea Tul., nach Tulasne, schwach vergr. *a* junger Fruchtknoten des Roggens, von dem Gonidienträger durchwuchert und bedeckt, von aussen gesehen. Am Scheitel ragen die Haare des Fruchtknotens und Griffelreste (*g*) aus dem Pilzüberzug hervor. *b* Längsdurchschnitt durch einen ähnlichen Entwickelungszustand vom Roggen, *s* Anfang des Sclerotiums. *c* Aehnlicher Jugendzustand des Pilzes auf dem Pistill von Glyceria fluitans, der Pilz von dem Scheitel des Fruchtknotens überragt.

Fig. 17. Claviceps purpurea Tul. vom Roggen, nach Tulasne, schwach vergr. *a* von aussen gesehen, *b* medianer Längsschnitt. Sclerotium *s* auf dem Blüthenboden sitzend, den vertrocknenden Gonidienträger *p* auf seinem Scheitel emporhebend.

nahme eines jeden über der Basis gelegenen Querabschnitts kommt jedenfalls zum guten Theil auf Rechnung der Ausdehnung der anfänglich vorhandenen Zellen, denn diese sind in den erwachsenen Theilen mehr als viermal breiter als in den jung angelegten.

Der Gonidienträger hört zu wachsen auf sobald das Sclerotium sich zu entwickeln beginnt. Er wird durch die Streckung dieses von dem Blüthenboden losgesprengt und auf dem Scheitel des Sclerotiums sitzend wie eine Kappe emporgehoben um bald zu schrumpfen und früher oder später abzufallen (Fig. 17).

Die Entwickelung dieser Sclerotien geht langsam von Statten; sie erforderte z. B. in den Blüthen von Brachypodium silvaticum, in den Monaten Juli und August, nach Tulasne's Beobachtungen etwa 4 Wochen.

Beim Beginn der Sclerotienbildung treten hier Tropfen zuckerhaltiger Flüssigkeit aus, von denen zweifelhaft ist, in wie weit sie zur Bildung der Sclerotien oder zu der der Gonidien in Beziehung stehen.

Selten kommt es vor dass der Pilz sich unter der Insertionsstelle des Fruchtknotens entwickelt: dieser behält dann normale Form bei und wird auf dem Scheitel des Sclerotiums, allerdings um vorzeitig zu vertrocknen, zwischen den Spelzen der Grasblüthe hervorgehoben. —

Die fertigen, reifen Sclerotien gehen in einen Ruhezustand über, dessen Dauer, wie bei Samen, Knollen, Rhizomen, nach äusseren und inneren Ursachen individuell und specifisch verschieden ist. Im spontanen Zustande ist derselbe, je nach den Lebensgewohnheiten der Species theils Winterruhe, z. B. Claviceps, Peziza Curreyana, Duriaei, theils Sommerruhe, z. B. Typhula variabilis, gyrans, phacorrhiza, theils minder regelmässig an Jahreszeit gebunden. In den ersteren Fällen kann durch Abänderung der äusseren Bedingungen die Ruhezeit bei manchen Arten nur wenig abgekürzt werden, wie besonders das Beispiel von Claviceps zeigt.

Trocken aufbewahrt können Sclerotien lange entwickelungsfähig bleiben; Peziza Sclerotiorum z. B. jedenfalls über ein Jahr, nach Brefeld »mehrere Jahre«, auch Claviceps etwa ein Jahr lang. Bei letzterer Art, oft auch bei Peziza Fuckeliana erlischt aber die Entwickelungsfähigkeit nach etwa Jahresfrist.

Die äusseren Bedingungen für die Weiterentwickelung sind die allgemeinen Keimungsbedingungen, hinreichende Wasser- und Sauerstoffzufuhr bei geeigneter Temperatur. Die reguläre Weiterentwickelung besteht darin, dass das Sclerotium erst durch Wasseraufnahme anschwillt, dann, früher oder später — oft erst nach Monaten — auf Kosten der aufgespeicherten Reservestoffe Zweige treibt, welche sich direct zu den für die Species characteristischen Fruchtträgern ausbilden. Diese sind bei den sclerotienbildenden Species, mit der nachher zu nennenden Ausnahme, zusammengesetzte Pilzkörper. Ihre Anfänge treten dementsprechend auf als Bündel von Hyphen, welche von den Elementen des Sclerotiums als Zweige entspringen und zwar, je nach der Species auf zweierlei Art. In dem einen Falle (Fig. 18, 19) welcher durch Claviceps, Sclerotinia Fuckeliana, Sclerotiorum, Typhula gyrans, phacorrhiza repräsentirt wird, entsteht das Hyphenbündel an einer Stelle des Markgewebes, aus Zweigen dieses, welche unter der Rindenschicht ent-

springen; letztere ist bei der Neubildung nicht betheiligt, sondern wird von dem vorwachsenden Bündel durchbrochen. Eine nähere Beschreibung der bei Sclerotinia hierbei eintretenden Eigenthümlichkeiten wird in Abth. II. folgen.

In dem zweiten Falle entsteht das Bündel durch Auswachsen und Verzweigung der Rindenzellen wie Brefeld für Coprinus stercorarius wohl

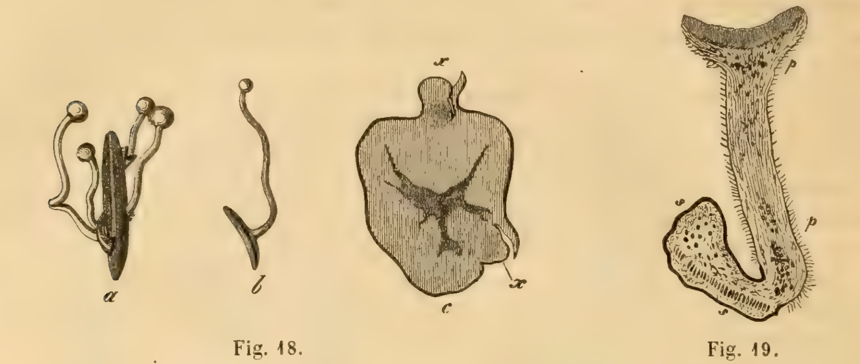


Fig. 18. Fig. 19.

mit Recht angibt; ob es immer eine einzige ist mag dahingestellt bleiben. Ausser genannter Species wird Agaricus cirrhatus hierher gehören.

Einigermaassen vermittelnd steht zwischen beiden Fällen Typhula variabilis, bei welcher, nach Brefeld, das initiale Hyphenbündel auf der Aussenfläche der Rinde auftritt, weder nachweislich aus einer Rindenzelle hervorsprossend, noch auch in einem nachweisbaren breiteren Riss die Rinde sprengend, daher aller Wahrscheinlichkeit nach entstanden aus einem einzelnen, die Rinde durchbohrenden Zweige einer peripherischen Markhyphe.

Den vorhin angedeuteten Ausnahmefall, in welchem nicht zusammengesetzte Fruchtkörper aus den Sclerotien auswachsen, stellt die Bildung der (unter dem Namen Botrytis cinerea bekannten) einfach fädigen Gonidienträger an den Sclerotien von Peziza Fuckeliana dar. In den meisten mir vorgekommenen Fällen sprosst auch hier ein Hyphenbündel von der subcorticalen Markregion aus, und nachdem es die Rinde durchbrochen, divergiren die Hyphen um einzeln zu Gonidienträgern heranzuwachsen. Es kommt aber auch vor, dass Rindenzellen selbst direct zu Gonidienträgern auswachsen.

Bei keinem der untersuchten Sclerotien ist die Entstehung der Sprossungen an einen vorher erkennbaren morphologischen Ort gebunden. Von den grösseren kann jedes nicht zu kleine Bruchstück normal austreiben, wie

Fig. 18. *a* Claviceps purpurea, *b* Clav. microcephala T. Sclerotien mit entwickelten Fruchtträgern. Natürl. Grösse. *c* Clav. purpurea, Querschnitt durch ein Sclerotium mit zwei jungen, aus dem Innern hervorbrechenden Fruchtträgern (*x*); schwach vergr. Cop. nach Tulasne.

Fig. 19. Sclerotinia Fuckeliana, sehr kleines Exemplar. *s* Querschnitt durch ein Sclerotium, aus dem ein längsdurchschnittener Fruchtträger hervorgewachsen ist. Die dunkeln Flecke in dem Sclerotium sind die todten Zellen des von ihm occupirten Rebenblattes; die Flecke und Punkte bei *p* Drusen von Kalkoxalat. Vergr. 20.

Tulasne an Claviceps und besonders Brefeld an Coprinus stercorarius gezeigt hat.

Ebenso ist die Zahl der an einem Individuum auftretenden Sprossungen bei keiner Species eine fest bestimmte. Specifische Differenzen bestehen wohl in sofern, als manche Arten auf den Sclerotien eine fast unbegrenzte Zahl von Fruchtträgeranlagen entwickeln können, andere nicht. Coprinus stercorarius bildet, auf starken Exemplaren, nach Brefeld, »Hunderte« von Fruchtanlagen — von denen allerdings nur wenige zur Ausbildung kommen —, und wenn man die angelegten absichtlich zerstört, so kommen zu wiederholten Malen neue Hunderte zum Vorschein. Andere Species sind minder productiv; Sclerotinia Sclerotiorum z. B. hat auch an starken Exemplaren selten ein paar Dutzend Fruchtkörper; Arten mit kleinen Sclerotien meist nur einen bis wenige.

Auch bei einer und derselben Species findet in der Regel, unter gleichen Bedingungen, ein Unterschied in der Zahl der Fruchtträger welche zur Anlage und Ausbildung kommen und in der Kräftigkeit letzterer statt nach der individuellen Grösse der Sclerotien. Die grösseren sind durchschnittlich productiver als die kleineren. Claviceps purpurea treibt aus den grossen Exemplaren, wie sie in den Aehren von Secale cereale entstehen, bis 20 und 30 Stück Fruchtträger, an den kleinen aus den Aehrchen von Bromus, Lolium, Anthoxanthum einen bis wenige, schmächtige. Bei Sclerotinia Sclerotiorum, Coprinus beobachtet man ähnliche im Verhältniss zu der Grösse der Sclerotien stehende Differenzen. Bruchstücke eines Sclerotium verhalten sich wie ihnen an Grösse entsprechende Individuen. Es liegt, auch ohne eingehendere Untersuchung über den Stoffumsatz, nahe, anzunehmen, dass die Ursache dieser Erscheinungen in der nach der Grösse der Sclerotien oder ihrer Bruchstücke verschieden grossen Menge der disponibeln Reservestoffe gelegen ist; und dass die nicht selten vorkommenden Unregelmässigkeiten und scheinbaren Ausnahmen von der Regel caeteris paribus in Differenzen der Reservestoffquantität oder -Qualität, welche ja auch bei gleicher Grösse vorkommen können, ihren Grund haben.

Mit dem Aussprossen und der Weiterentwickelung der Fruchtträger findet Lösung, Umsatz und Verbrauch der aufgespeicherten Reservestoffe statt. Sie beginnt an den Ursprungsstellen ersterer und breitet sich nach und nach über die Marksubstanz aus. Bei Claviceps verschwindet, nach Tulasne, das Oel, und wird durch wässerige Flüssigkeit ersetzt, die Zellmembranen werden dünner, zuletzt sehr zart, die einzelnen Zellen trennen sich leicht von einander. Bei den knorpelig-gallertartigen Sclerotien von Scl. Fuckeliana, Sclerotiorum, tuberosa, Typhula gyrans etc. werden die gallertartigen Verdickungsschichten der Hyphen weicher, blass, allmählich ganz unkenntlich, so dass nur die innerste Lage der Membran als eine zarte Haut deutlich erkennbar bleibt. Die frühere feste Verbindung der Fäden hört damit natürlich auf. In dem Lumen der Zellen sammelt sich gleichzeitig reichlicher körniger, durch Jod gelb werdender Inhalt, der zuletzt wieder in dem Maasse abnimmt, als die Fruchtträger zahlreicher und grösser werden. Bei Coprinus stercorarius schwindet, nach Brefeld, successive der körnige protoplasmatische Inhalt um durch wässerige Flüssigkeit ersetzt zu werden, die Membranen werden blass

und undeutlich. Schliesslich ist in allen diesen Fällen das Mark fast völlig geschwunden. Die Rinde nimmt an diesen Veränderungen anfangs keinen merklichen Antheil; nach dem Schwunde des Markes bleibt sie zurück als ein mürber Sack, welcher einsinkt und der Verwesung anheimfällt.

Alle diese Vorgänge brauchen je nach dem Einzelfall längere oder kürzere Zeit. Bei Coprinus stercorarius liefen sie in Brefeld's Culturen binnen 7—10 Tagen ab. Bei den meisten Arten gehen sie weit weniger schnell. Sclerot. Sclerotiorum z. B. kann aus einem Sclerotium Monate lang successive einzelne neue Fruchtträger treiben und langsam zur Entwickelung bringen bis jenes endlich erschöpft ist. Bei Agaricus cirrhatus (vgl. oben S. 40) fand ich Sclerotien, welche einen oder einige Fruchtträger entwickelt hatten, auch nach der vollen Reifung dieser in Consistenz und Structur von solchen die noch nicht ausgesprosst, nicht merklich verschieden; dieselben dürften hiernach die Production von Fruchtträgern successive und vielleicht lange Zeit hindurch wiederholen, was noch zu untersuchen bleibt.

Manche Sclerotien, wie die der Sclerotinien, des Coprinus stercorarius der Claviceps können nach der Reife, so lange sie lebendig sind, auf Wund- z. B. Schnittflächen welche das Mark treffen, eine neue Rinde bilden, falls sie vor Austrocknung geschützt an der Luft liegen. Die neue Rinde wird der normalen alten im Wesentlichen gleich. Sie entsteht indem die durch die Verwundung blossgelegten Markhyphen über die Wundfläche Zweige treiben, welche sich zu einer dünnen Filzdecke verflechten. Die inneren an das unverwundete Mark grenzenden Schichten dieser Decke bilden sich dann zur neuen Rinde aus, die oberflächlichen vertrocknen und werden bald unkenntlich. Werden solche Wundstellen in Nährflüssigkeit untergetaucht, so können, wenigstens bei den Sclerotinien, die von den blossgelegten Markhyphen getriebenen Zweige, statt Rinde zu bilden, zu vegetirendem Fadenmycelium heranwachsen. Die scharf differenzirten Sclerotien der Typhulae scheinen, soweit die Untersuchungen reichen, dieser Regenerationserscheinungen unfähig zu sein.

Zur Erläuterung und Ergänzung des Vorstehenden noch folgende Bemerkungen.

Die Austreibung der Fruchtträgeranlagen in dem Falle von Coprinus stercorarius aus den Rindenzellen habe ich nach Brefeld angegeben. Es ist an und für sich, auch gegenüber den Erscheinungen des ersten Falles nichts auffallendes, dass auch die oberflächlichen Zellen des Sclerotiums fortbildungs- und verzweigungsfähig bleiben und dass die gewöhnlich schärfere Arbeitstheilung zwischen schützender Rinde und Mark in manchen Fällen nicht eintritt. Daher liegt von vorn herein auch kein Bedenken dagegen vor, einen dritten Modus der Austreibung zu statuiren, bei welchem an der Aussprossung Mark- und Rindenzellen mit einander betheiligt sind, wie dies Brefeld für Sclerotinia Sclerotiorum angibt. Ich habe diesen Fall aber darum nicht angeführt, weil er den Thatsachen nicht entspricht. Junge Aussprossungen entspringen bei dieser Species immer, in der Abth. II zu beschreibenden characteristischen Form, von dem Mark und dringen durch die gesprengte Rinde nach aussen. Bei etwas älteren Exemplaren, wie den in Brefeld's Fig. 9, Taf. VIII sehr schön und richtig dargestellten wird der Sachverhalt dadurch minder deutlich, dass die Zellen der Oberfläche des Fruchtträgers selbst, von der Austrittsstelle an, jenen der Sclerotiumrinde an Gestalt und schwarzer Farbe sehr ähnlich werden, so dass sich letztere in jene Oberfläche direct fortzusetzen scheint. Dünne Durchschnitte lassen aber selbst in noch vorgeschritteneren Zuständen bei hinreichender Vergrösserung den hier angegebenen Sachverhalt erkennen, und zwar an der Anordnung der schwarzen Oberflächenzellen,

welche die Enden von Hyphenzweigen sind, die von denen des durchtretenden Bündels entspringen und bogig divergirend zur Aussenfläche verlaufen.

Dass die Sprossungen der Sclerotien in den oben besprochenen Fällen immer Fruchtträger-Anlagen genannt wurden, bedarf keiner besonderen Motivirung; auch nicht für Scl. Sclerotiorum, wo dieselben bei ungünstigen Entwickelungsbedingungen im Boden zu langen verzweigten Strängen heranwachsen können. Auch die normalen Fruchtträger dieser Peziza können verzweigt sein und die Zweige jener Stränge kommen bei wiederum günstigen Entwickelungsbedingungen zur normalen Fructification. Allerdings sah Brefeld an ihnen manchmal auch Austreibung fädigen, späterhin wieder Sclerotien bildenden Myceliums. Das sind aber hier wie anderwärts monströse, die Regel bestätigende Ausnahmefälle.

Für die Sprossungen mancher Sclerotien werden allerdings Erscheinungen angegeben welche von den beschriebenen abweichen. Dieselben bedürfen aber noch eingehender Untersuchung. So sah Tulasne jene von Hypochnus centrifugus nachdem sie Ende April in feuchten Sand gebracht worden waren, im August und September ein fädiges, spinnwebeartiges Mycelium austreiben, welches später die gewöhnlichen Fruchtträger des Hypochnus entwickelte. Von dem Zusammenhang der Myceliumfäden mit dem Sclerotium wird nur angegeben, dass jene von der Oberfläche des letzteren ausstrahlten. Consistenz und Structur der Sclerotien blieben nach dem Austreiben unverändert; Tulasne betrachtet daher die Kenntniss dieser Sclerotien mit Recht als nicht abgeschlossen.

Dass Léveillés ältere Angaben nach welchen aus den Sclerotien von Agaricus grossus, stercorarius, racemosus, tuberosus zuerst ein flockiges Mycelium entstehen soll und auf diesem später die Fruchtträger, auf Täuschung beruhen hat schon Tulasne hervorgehoben.

Eine andere exceptionelle Erscheinung, deren genauere Untersuchung sehr zu wünschen wäre, beschreibt Micheli[1] von der — seither wie es scheint kaum mehr wieder beobachteten Peziza Tuba Batsch. Ihr im Boden liegendes Sclerotium triebe im Frühling eine Anzahl von aufrechten Fruchtträgern und ein neues Sclerotium welches zur Fruchtbildung im nächsten Jahre bestimmt sei. Das erschöpfte vorjährige sei, wenn das neue entsteht, meist noch vorhanden, der unterirdische Theil des Pilzes bestände daher aus drei ungleichen Knöllchen.

Historisches. Obgleich seit lange bekannt war, dass die Fruchtträger mancher Pilze, wie Typhula-, Agaricus-Arten u. a. aus Knöllchen hervorwachsen, verdankt man die genauere Kenntniss von der Bedeutung der Sclerotien doch erst einer 1843 erschienenen hervorragenden Arbeit Léveillés, und auch diese wurde wenig beachtet, bis Tulasne, zumal durch seine Arbeit über Claviceps (1853) neue Anregung und Aufklärung brachte. Vorher hielt man die meisten Sclerotien für selbständige Repräsentanten je besonderer Species, der Name Sclerotium wurde von Tode[2]) eingeführt zur Bezeichnung der Gattung in welcher die vermeintlichen Species mit je besonderen Artnamen vereinigt wurden.

Solcher Sclerotiumspecies sind von Fries im Systema mycologicum und Elenchus einige 50 beschrieben, ihre Zahl später auf über 80 vermehrt worden, und wird auch heutzutage noch vermehrt von Solchen, welche die rasche Publication unvollständiger Beobachtungen ausdauernder Untersuchung vorziehen.

Man kennt jetzt, wie aus vorstehendem Texte schon hervorgeht, von einer ziemlichen Anzahl die Entwickelung, besonders die zugehörigen Fruchtträger. Andere sind minder genau bekannt, von manchen nur die fertige Sclerotium-Form. Auch mag hinzugefügt werden, dass bei Pilzuntersuchungen öfters noch unbeschriebene Sclerotien gefunden werden. Nachstehend seien die derzeit bekannten oder angegebenen, Sclerotien bildenden Pilzspecies aufgezählt, mit Hinzufügung der alten Sclerotium-Artnamen, wo solche vorhanden und zu ermitteln waren.

Peziza tuberosa. — P. Tuba Batsch (Micheli l. c.), P. Sclerotiorum Lib. (Sclerotium compactum, Scl. varium), P. Candolleana Lév. (Scl. Pustula), P. Fucke-

1) N. Plantar. genera (1729) p. 205. »Fungoides No. 5«.

2) Fungi Mecklenburgenses selecti p. 2.

liana (Scl. echinatum Fuckel); die beiden letztgenannten Pezizen sind aller Wahrscheinlichkeit nach identisch, zu ihnen gehört jedenfalls auch die unter dem Namen Botrytis cinerea P. (auch B. erythropus Lév.) bekannte Gonidienform und das »Sclerotium durum« aus welchem sie hervorsprosst. — Mindestens sehr nahe steht diesen Formen jene oben erwähnte kleine Peziza in Prunus-Blattrippen. Die an letzterem Orte wachsenden Sclerotien habe ich früher (1. Aufl.) unrichtig als Sclerot. areolatum Fr. bestimmt.

Pez. ciborioides Fr. (Hoffmann). — P. baccarum (Schröter).

P. Curreyana Berk. (Scl. roseum Kneiff).

P. Duriaeana Tul. (Scl. sulcatum Desm.).

Die genannten Pezizen sind (mit anderen) als besondere Gattung **Rutstroemia** Karsten (Mycol. Fennica), **Sclerotinia** Fuckel (Symbol. mycolog.) von den übrigen Pezizen unterschieden worden.

P. Ripensis Hansen.

2. **Claviceps** purpurea, microcephala, nigricans Tul. (Sclerot. Clavus D C.). — Cl. pusilla Cesati. — **Hypomyces** armeniacus Tul. **Vermicularia** minor Fr., wohl auch **Xylaria** bulbosa P. (Vgl. Tulasne, Carpol.).

3. **Typhula** lactea Tul. — T. Todei Fr. — T. caespitosa Ces. — T. Euphorbiae Fuckel (Scl. Cyparissiae D C?), T. graminum Karst. (Scl. fulvum Fr.), T. variabilis Riess (Scl. Semen Tode wenn die Rinde dunkelbraun, Scl. vulgatum Fr. wenn sie gelb ist). — T. erythropus (Scl. crustuliforme Dsm.). — T. phacorrhiza (Scl. scutellatum A. S.). — T. gyrans (Scl. complanatum Tode). Ich citire die Namen bei den beiden letztgenannten Species auf die Autorität von Fries, Hymenomycetes Europaei (1874) hin. Léveillé hatte die aus Scl. complanatum erwachsenden Fruchtträger als Clavaria juncea bestimmt, und ich (1. Aufl.) die kaum anders als nach den Sclerotien unterscheidbaren Formen den Sclerotien entsprechend Cl. complanata und Cl. scutellata genannt. — **Pistillaria** micans (Scl. laetum Ehr.). — P. hederaecola Ces. — Clavaria minor Lév. (wohl auch zu Typhula gehörig).

4. **Hypochnus** centrifugus Tulasne.

5. **Coprinus** stercorarius Fr. (Scl. stercorarium), C. niveus Fr. (Hansen). — **Agaricus** racemosus P. (Scl. lacunosum). — A. tuberosus Bull. (Scl. cornutum). — A. cirrhatus P.? habe ich oben den kleinen weissen Agaricus genannt, welcher aus Scl. fungorum erwächst. Andere Agaricinen werden noch angegeben als Sclerotien bildend: A. tuber regium Fr., A. arvalis (Scl. vaporarium). — A. grossus Lév., fusipes Bull., A. volvaceus (aus Scl. mycetospora Nees., Nov. Acta Nat. Curios. XVI, 1) u. a. m. Sclerotium pubecens P., Scl. truncorum Fr. werden zu solchen Agaricis in Beziehung gebracht, worüber Léveillé und Tulasne zu vergleichen. Jedoch sind die Angaben und Bestimmungen vielfach unsicher, und genauere Untersuchungen nothwendig.

6. **Tulostoma** pedunculatum (Tulasne, Schröter).

Es gibt eine Anzahl knollenförmiger Pilzkörper, von denen es wegen mangelhafter Kenntniss von Bau oder Entwickelung zur Zeit zweifelhaft bleibt, ob sie Sclerotien sind oder was sonst. So die Pietra fungaja in Süditalien, welche jedenfalls aus dem Mycelium des Polyporus tuberaster Jacq. besteht, das mit Erdbrocken, Steinen u. dergl. zu festen Massen zusammengeballt ist; die faust- bis kopfgrossen unterirdisch wachsenden und zur Zeit nur steril bekannten Pilzknollen, welche als Mylitta, Sclerotium stipitatum Berk., Scl. Cocos Schweinitz beschrieben sind u. a. m. Von Geschwülsten phanerogamer Pflanzen, welche, wie besonders die Wurzelknöllchen der Leguminosen früherhin irrthümlich für Sclerotien gehalten worden sind, ist hier nicht weiter zu reden.

§ 9. Den im Vorstehenden beschriebenen morphologisch und biologisch wohl characterisirten Sclerotien schliesst sich eine bunte Reihe von Pilzkörpern ihrem biologischen Verhalten nach an, ohne nach streng morpho-

logischen Gesichtspunkten dazu gerechnet werden zu können. Man kann diese Körper nach besagtem biologischen Verhalten sclerotienartige nennen, der Kürze halber auch einmal schlechthin Sclerotium sagen, ohne damit jedoch strenge Identität zu meinen. Die biologische Uebereinstimmung solcher Körper mit den Sclerotien besteht in ähnlichem Bau, Reservestoff-Aufspeicherung und normaler Weise Eingehung eines Ruhezustandes, nach dessen Absolvirung dann Weiterentwickelung erfolgt.

Ihrer morphologischen Qualität nach sind solche Körper:

1) Transitorische Ruhezustände von Mycelien, welche unter günstigen Bedingungen wieder zu Fadenmycelien auswachsen. So die fettreichen Knöllchen als welche das Mycel von Hartig's Rosellinia quercina ausdauert; vielleicht gehören auch die oben als zweifelhaft erwähnten Formen, wie Scl. Cocos etc. hierher.

2) Fruchtkörper, und zwar Perithecien, welche nach ihrer Anlegung in längeren Ruhezustand eingehen, dabei durchaus sclerotienähnliche Form und Structur annehmen, schliesslich aber keine Fruchtträger austreiben, sondern in ihrem Innern die für Perithecien characteristischen Fortpflanzungsorgane (Asci) entwickeln. So manche Pleospora-Arten, Penicillium, von welchen in Abth. II ausführlich die Rede sein wird. Den Perithecien von Penicillium sind jedenfalls homolog und auch wohl biologisch analog die »Sclerotien« der Wilhelm'schen Aspergilli.

3) Jene Körper, welche mit dem alten Namen Xyloma bezeichnet werden mögen, und von Sclerotien allgemein eigentlich nur verschieden sind durch oft minder distincte Gestalt und Abgrenzung und dadurch dass sie nicht Fruchtträger als Zweige austreiben, sondern die Fruchtbehälter in ihrem Innern bilden. Bekannte Beispiele sind die blattbewohnenden Ascomyceten aus den Genera Rhytisma, Polystigma, Phyllachora und vielen ähnlichen. Sie entwickeln in der Substanz der befallenen Blätter, während der Sommerszeit, einen den Sclerotien der Sclerotinia Fuckeliana in vieler Hinsicht sehr ähnlichen Thallus und im Innern dieses bilden sich, nach Ueberwinterung in dem todten Blatt, die vorhandenen Fruchtanlagen auf Kosten der Reservestoffe aus, wie in Abth. II für einzelne Beispiele noch näher zu beschreiben sein wird.

Litteratur d. Mycelien.

Fadenmycelien, Haustorien etc. Vgl. die Litteraturangaben bei den einzelnen genannten Genera und Gruppen in der II. Abth.

Erysiphe: v. Mohl, Botan. Zeit. 1853, p. 585. de Bary, Beitr. III.

Myceliumstränge, Xylostroma etc.;

Rossmann, Beitr. z. Kenntn. d. Phallus impudicus, Bot. Ztg. 1853, Nr. 11.
Tulasne, Fungi hypogaei, p. 2. Fungor. Carpolog. I, p. 99, 120 etc.
H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1856, p. 155.
Palisot de Beauvois, Annales du Muséum d'hist. natur. Tom. VIII. (1806) 334.
Dutrochet, Nouv. Ann. Mus. d'hist. nat. III. (1834) p. 59.
Turpin, Mémoires de l'Acad. des sciences. Tom. XIV. (1838.)
(Turpin u. Dutrochet beschreiben einen und denselben Gegenstand, die Entwickelung des Cantharellus Crucibulum Fr. aus netzförmig verzweigtem Mycelium.)
Fries, Plantae homonemeae, p. 213—17.
Léveillé, Ann. sc. nat. 2. Sér., tom. XX, p. 247.

de Bary, Ueber Anthina. Hedwigia I, p. 35. Beitr. zur Morphol. u. Physiol. d. Pilze I, 1864.
Junghuhn, Linnaea 1830, p. 388.
R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume. Berl. 1874, p. 46. — Id. Die Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878.

»Rhizomorphen« speciell. (Vgl. auch Streinz, Nomenclator. Bail, Tulasne, II. cc. Palisot de Beauvois l. c.)
Ehrenberg, De Mycetogenesi, l. c. p. 169.
Eschweiler, Commentatio de generis Rhizomorphae fructificatione. Elberfeld 1822.
Nees v. Esenbeck, Nov. Act. Ac. Natur. Curios. XI, 654; XII, 875.
J. Schmitz, Ueber den Bau etc. der Rhizomorpha fragilis Roth. Linnaea 1843, p. 478. Taf. 16, 17.
Tulasne, Fungi hypogaei p. 187. Fung. Carpol. I.
Bail in Hedwigia I, p. 111. Abhandl. über Rhizomorpha und Hypoxylon, N. Act. Ac. Nat. Curios. Band 28. (1861.)
Lasch, Bemerkg. über Rhizomorpha. Hedwigia I, 113.
Otth, Ueber die Fructification der Rhizomorpha. Mittheilungen der Naturf. Ges. Bern 1856.
v. Cesati, Rabenh. Herb. Mycol. Nr. 1931.
Caspary, Bemergk. über Rhizomorphen. Bot. Ztg. 1856, p. 897.
Fuckel, Bot. Zeitg. 1870, p. 107.
R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume. 1874.
Brefeld, Unters. über Schimmelpilze III, 136.

Sclerotien:
de Candolle, Mém. Mus. d'hist. natur. Tom. II, 420.
Léveillé, Mémoire sur le genre Sclerotium. Ann. sc. nat. 2e Série, Tom. XX.
Corda, Icon. fung. Tom. III.
Tulasne, Mémoire sur l'Ergot des glumacées. Annales sc. nat. 3e Série, Tom. XX. (1853.)
Kühn, Krankh. d. Culturgewächse p. 113, Taf. V.
(Die ungemein umfangreiche Litteratur über das Sclerotium von Claviceps = Secale cornutum, Mutterkorn, siehe bei Tulasne l. c. und in den pharmacognostischen Handbüchern, die ältere bei Wiggers, Dissert. in Secale cornutum. Götting. 1831.)
Tulasne, Ann. sc. nat. 4e Série, Tom. XIII. (1860) p. 12. Select. Fungor. Carpolog. Caput VIII.
Berkeley, Crypt. Bot. p. 256.
Bail, Sclerotium und Typhula. Hedwigia I, 93.
v. Cesati, Note sur la véritable nature des Sclerotium. Bot. Ztg. 1853, p. 73.
Coemans, Rech. sur la genèse et les métamorphoses de la Peziza Sclerotiorum Lib. Bullet. Acad. Belg. 2e Sér. T. IX, Nr. 1.
Westendorp, Ibid. Tom. VII, p. 80.
Münter, Ibid. Tom. XI, Nr. 2.
Fuckel, Bot. Ztg. 1861. — Enumeratio Fungor. Nassoviae I. (1861) p. 100. (Typhula, lapsu calami Claviceps Euphorbiae.)
Kühn, Mittheil. d. Landw. Instituts Halle I. 1838.
Hoffmann, Icon. anal. Fung. Heft 3.
E. Rehm, Peziza ciborioides. Diss. Göttingen 1872.
W. Tichomiroff, Peziza Kauffmanniana. Bull. Soc. Nat. de Moscou 1868, p. 294, Taf. 1—4.
Erikson, in Kongl. Landsbr. Akad. Handl. Tidskr. 1879 (Typhula graminum) 1880 (Pez. ciborioides).
O. Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze III (Coprinus), IV (Peziza, Typhula).
Schröter, Weisse Heidelbeeren (Pez. baccarum). Hedwigia 1879.
Eidam, Botrytis-Sclerotien. Ber. d. Schles. Gesellsch. Nov. 1877.

Cattaneo, Sulla Sclerotium Oryzae. Archiv. del Laborat. Crittog. di Pavia 1877.
Schröter, in Cohn's Beitr. Bd. II (Tulostoma).
E. C. Hansen, Fungi fimicoli Danici. Vedensk. Meddelelser af naturhist. Forening. Kjobnhavn, 1876.
Gasparrini, Richerche sulla natura della pietra fungaja e sul fungo vi soprannasce. Napoli 1841.
Ueber denselben Gegenstand: Treviranus, Vers. d. Naturforsch. in Bremen. S. Flora 1845, 17. Berkeley, crypt. bot. 288. Tulasne l. c.

Mylitta und verwandte Formen:
Oken, Isis 1825.
Léveillé, l. c. Tulasne Fungi hypogaei, 197. Sel. Fung. Carpol. l. c.
Corda, Icon. fung. VI, tab. IX, 39.
Berkeley, Crypt. Bot. 254, 288. Gardener's chronicle 1848, p. 829.
Berkeley, Currey, Hanbury, Procedings Linn. Soc. London. III. (1858) 102. Transact. Linn. Soc. London. XXIII, 91, Tab. IX, X.
H. Gore, Tuckahoe or Indian Bread; Annual Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution for 1881. Washington 1883, p. 687.

Rosellinia quercina:
R. Hartig, Unters. a. d. Forstbotanischen Institut zu München, I, (1880).

3. Fruchtträger.

§ 10. Fruchträger, Receptacula, werden die vom Mycelium entspringenden eigenartig gestalteten Auszweigungen des Thallus genannt, welche die Reproductionsorgane erzeugen und tragen. Letzterer Name bezeichnet die Keime neuer Individuen, unter Individuen das Bion im Sinne Häckel's verstanden, und die unmittelbaren Erzeuger (Mutterzellen etc.) derselben. Je nach den Einzelfällen werden diese Organe mit verschiedenen, in den folgenden Capiteln zu interpretirenden Namen unterschieden, wie Sporen, Gonidien, Basidien, Asci etc., und können die Träger dementsprechend im Einzelnen bezeichnet werden als Sporen-, Gonidienträger u. s. w. Da, wie ebenfalls später gezeigt werden wird, eine Pilzspecies verschiedene Arten von Fortpflanzungsorganen besitzen kann, so können auch der letzterwähnten Einzelformen mehrerlei bei derselben Species auftreten.

Die Fruchtträger sind, wie schon oben angedeutet, mit den Blüthen oder Inflorescenzen phanerogamer Pflanzen verglichen worden, weil, wie bei diesen der Regel nach ihre Entwickelung mit der Bildung einer Anzahl von Reproductionsorganen abschliesst und ihr Wachsthum durch diese thatsächlich dauernd oder zeitweise begrenzt wird. Diesem begrenzten Wachsthum entspricht gewöhnlich eine im Vergleich mit den meisten Mycelien schärfer und characteristischer gegliederte Gestalt und Structur und hierzu kommt sehr oft eine relativ grosse Massenentwickelung. Die Fruchtträger bilden daher nicht nur den characteristischst gegliederten, sondern auch meistens den seiner Masse nach am meisten auffallenden Theil der Pilzpflanze; letzteres bis zu dem Grade, dass man sie früherhin oft für den ganzen Pilz genommen hat und auch gegenwärtig in den Beschreibungen noch ganz vorzugsweise berücksichtigt.

Schon aus dem Gesagten folgt, dass man an einem Fruchtträger allgemein zu unterscheiden hat die Ursprungsorte der Reproductionsorgane selbst und die übrigen Formbestandtheile, welche diesen als Stützen, Hüllen u. s. w. dienen können und nach den Einzelfällen conventionell benannt werden. Letztere erheben sich in den allermeisten Fällen über das Substrat; sie werden befestigt und von diesem aus ernährt durch das Mycelium. Zu letzterem kommen in vielen (nicht allen) Fällen faden- oder haarförmige Haftorgane, Rhizoiden (Wurzelhaare, Wurzelfilz) hinzu, welche als Hyphenzweige von dem basalen Theile des Trägers entspringen und die Befestigung desselben, wohl auch theilweise die Ernährung, wenigstens die Wasseraufnahme vervollständigen. Ihrer Aehnlichkeit mit dem primären Mycelium nach hat man sie auch secundäre Mycelien genannt. Ob sie jedoch bei geeigneter Umgebung normaler Weise die Qualitäten eines Myceliums, das wiederum Fruchtträger erzeugt, annehmen können, ist nirgends sicher erwiesen, bei vielen Pilzen, z. B. Coprinus spec., Claviceps, Mucor stolonifer, Syncephalis kommt ihnen diese Fähigkeit nicht zu.

Nach ihrem Bau sind die Fruchtträger zunächst in zwei Gruppen einzutheilen: Fruchthyphen, Fruchtfäden, d. h. solche, welche aus einem einzelnen Pilzfaden, resp. einem Zweige eines solchen bestehen; und Fruchtkörper, d. h. solche, welche zusammengesetzte Pilzkörper in dem oben (§ 1) definirten Sinne des Wortes darstellen.

1. Fruchthyphen.

§ 11. Die Fruchthyphen sind Zweige von Myceliumfäden, meist von diesen aus sich aufrecht erhebend, ihrerseits oft in nach Species sehr verschiedener und characteristischer Form verästelt. Nach einem für jede Species durchschnittlich bestimmten, selten (z. B. bei grössern Mucorinen, Saprolegnieen) wenige Millimeter überschreitenden Längenwachsthum tritt auf den Enden des Fadens resp. seiner Zweige die Bildung der Reproductionsorgane — Sporenmutterzellen, Sporen ein, wiederum nach Species und Gruppen in verschiedener Form. Das Wachsthum des Trägers erreicht hiermit in vielen Fällen rasch und dauernd sein Ende. So z. B. bei den Sporangienträgern von Mucor, den Gonidienträgern von Peronospora (§ 37).

In andern Fällen, nämlich jenen der § 16 zu beschreibenden succedanen Sporenabgliederung, hört zwar mit der ersten Sporenabgliederung das Wachsthum, d. h. Grössenzunahme des Trägers selbst so gut wie vollständig auf, die Sporenabgliederung aber kann bei genügender Nahrungszufuhr sich an den gleichen Orten lange Zeit hindurch wiederholen. Z. B. Gonidienträger von Penicillium, Eurotium, Aspergillus, vgl. § 16.

In einer dritten Reihe von Fällen endlich findet auf dem Ende des Trägers, nachdem sein Spitzenwachsthum sistirt war, die erste terminale Sporenbildung statt; nach Vollendung dieser beginnt an oder dicht unter dem Orte derselben ein neues Längenwachsthum des Trägers, welches bald durch eine

neue der ersten gleiche Sporenbildung begrenzt wird, und an einem Faden oder Zweige kann sich der nämliche Vorgang nochmals wiederholen.

Für den 2. Fall findet sich, wie gesagt, die nähere Beschreibung im § 16, der erste und dritte mögen, gleichfalls unter Verweisung auf spätere Abschnitte, einstweilen nur durch einige Beispiele erläutert werden.

Die dicken, querwandlosen schlauchförmigen Fruchthyphen der **Saprolegnia**-Arten gliedern ihr keulenförmiges protoplasmaerfülltes Endstück mittelst einer Querwand zur Sporenmutterzelle (Sporangium) ab, in welcher durch Theilung des Protoplasma (§ 18) zahlreiche Sporen gebildet werden. Mit der Reife treten die Sporen aus einer Oeffnung im Scheitel der sonst bleibenden Sporangienwand aus. Bei sehr schwachen Exemplaren hat es hierbei sein Bewenden; sie repräsentiren unsern ersten Fall. Bei kräftigen, normal ernährten dagegen wölbt sich die Querwand unter dem entleerten Sporangium sofort in dieses empor, nimmt die Eigenschaften einer neuen Schlauchspitze an, welche nun in die leere Sporangienwand hinein, oft selbst durch deren Scheitelöffnung ins Freie wächst um schliesslich ihr Endstück von neuem zum Sporangium auszubilden. Derselbe Process kann sich an einem Träger mehrmals wiederholen, so dass mehrere successive Sporangien in einander geschachtelt werden.

Die verwandte Gattung Achlya ist von Saprolegnia zum Theil dadurch verschieden, dass dicht unter dem leeren Sporangium eine, oder zwei gegenständige seitliche Auszweigungen auftreten und zu neuen Sporangien tragenden Aesten auswachsen — also eine cymöse Verzweigung der Sporangienträger. —

Die ebenfalls querwandlosen Gonidienträger der **Peronospora**-Arten sind wiederholt gabelig oder monopodial rispig verzweigt. Sämmtliche Zweige haben zunächst schmal conische Gestalt und gliedern, nach vollendetem Längenwachsthum, gleichzeitig ihr zur ohngefähren Eiform angeschwollenes Endstück, wie Fig. 20 *a* andeutet, als Gonidie ab, und hiermit ist für Peronospora die Entwickelung eines Trägers zu Ende. Bei der nahe verwandten Gattung Phytophthora dagegen schwillt, nach Abgliederung jeder Gonidie, dicht unter ihr das schmale Ende des sie tragenden Zweiges leicht an, beginnt dabei in die Länge zu wachsen und drängt hierdurch die Gonidie derart zur Seite, dass sie alsbald mit ihrem Träger einen rechten Winkel bildet. Bei P. infestans schwillt nun der Träger an der Ansatzstelle der Gonidie zu einer kleinen, schmal flaschenförmigen Blase an und sein oberes Ende streckt sich gleichzeitig in die Länge, um wiederum die Beschaffenheit einer gonidienbildenden Spitze anzunehmen. An dieser findet nach einiger Zeit der soeben beschriebene Vorgang von neuem statt. Derselbe wiederholt sich an einem Träger in der Regel drei- bis viermal, an sehr üppigen Exemplaren aber bis zu zwölf- und vierzehnmal. Aeltere Fruchthyphen tragen daher, wenn man sie trocken betrachtet, eine Anzahl seitlicher, ziemlich gleichmässig von einander entfernter, recht-

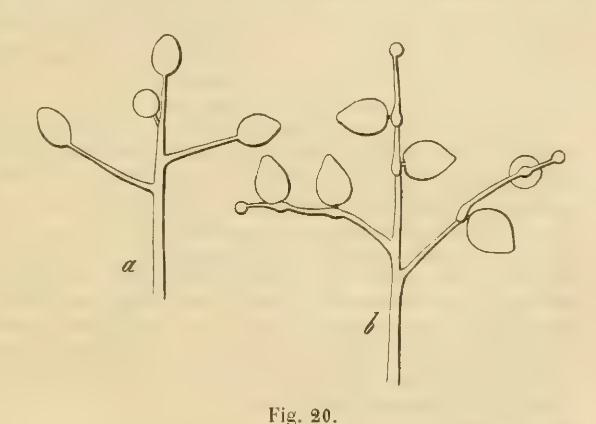


Fig. 20.

Fig. 20. Phytophthora infestans, Ende zweier Fruchthyphen. *a* Bildung der ersten Gonidie auf jeder Zweigspitze. *b* Auf jedem Zweige zwei Gonidien reif, die Bildung der dritten beginnend. Vergr. etwa 200.

winkelig abstehender Gonidien, von denen jede einer flaschenförmigen Anschwellung ansitzt (Fig. 20 *b*). Da die reifen Gonidien im Wasser augenblicklich abfallen, so findet man an mit Wasser behandelten Präparaten die älteren fruchttragenden Zweige von Strecke zu Strecke flaschenförmig angeschwollen und höchstens auf der Spitze eine noch nicht völlig reife Gonidie.

Die Fruchthyphen von **Haplotrichum**, **Gonatobotrys** und **Arthrobotrys** (Fig. 21) sind kurze, aufrechte, der Regel nach einfache oder mit einzelnen Zweigen versehene Reihen cylindrischer Zellen. Die Spitze der obersten Zelle schwillt bei Haplotrichum stark, bei den anderen leicht an und treibt zahlreiche, dicht gedrängte Ausstülpungen, welche miteinander ein kugeliges Köpfchen darstellen und zu Sporen heranwachsen. Bei Haplotrichum hat die Entwickelung hiermit ihr Ende erreicht. Bei den beiden anderen Formen dagegen beginnt die Spitze des Fruchtträgers nach Reifung des ersten Köpfchens von neuem sich zu verlängern und wächst durch das Köpfchen durch, dieses wird hierdurch zu einem die Seitenfläche des Fruchtträgers umgebenden Quirl; das durchgegewachsene Ende des Trägers erreicht etwa die Länge einer Gliederzelle desselben, grenzt sich über dem ersten Köpfchen durch eine Querwand ab und bildet dann auf seinem Scheitel ein neues dem ersten gleiches. Derselbe Vorgang kann sich mehrmals wiederholen, so dass der Träger zuletzt mit mehreren um eine Zellenlänge von einander entfernten Sporenquirlen besetzt ist oder nach dem Abfallen der Sporen wenigstens deren frühere Ansatzstellen erkennen lässt[1]).

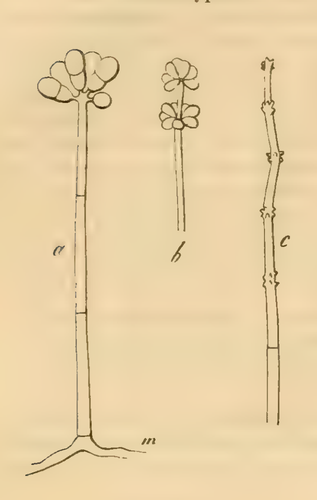


Fig. 21.

Die unter dem Namen **Botrytis cinerea** bekannten Gonidienträger der Sclerotinia Fuckeliana treiben unter ihrer Spitze mehrere rispenartig zusammengestellte Seitenzweige, von denen die unteren wiederum verästelt sind. Die etwas angeschwollenen, abgerundeten Enden des Hauptfadens sowohl als der Zweige gliedern auf ihrer Oberfläche gleichzeitig viele Sporen ab. Mit der Reife letzterer stirbt sowohl die sporentragende Endzelle des Fadens als auch die ganzen Seitenzweige ab, sie vertrockenen und sind zuletzt kaum mehr kenntlich, die Sporen selbst werden regellos zusammengeballt. Dagegen beginnt in der unter dem vertrockneten Ende gelegenen Zelle ein neues Wachsthum; sie streckt sich entweder einfach in die Länge, um alsbald einen neuen Sporenstand zu bilden, oder sie treibt gleichzeitig einen bis mehrere starke Seitenäste, welche sich dem Hauptfaden gleich verhalten. Bildung und Durchwachsung der Sporenstände kann sich auch hier an einem Faden mehrmals wiederholen; an alten Exemplaren sieht man die Spuren der abgeworfenen Zweige in Form kreisrunder, etwas nach aussen vorspringender Narben[2]).

2. Fruchtkörper.

§ 12. Die Hauptformen in welchen die zusammengesetzten Fruchtkörper auftreten, sind allbekannt, von den gestielt-schirmförmigen und den ungestielt

Fig. 21. Arthrobotrys oligospora Fresenius, Beitr., nach dem Autor copirt. *a* Fruchthyphe, vom Myceliumfaden *m* entspringend, mit dem ersten Sporenköpfchen. *b* zweites Köpfchen über dem ersten. *c* alter Fruchtträger mit den Spuren von 5 successiven Köpfchen. *a* und *c* etwa 200mal, *b* schwächer vergr.

1) Vgl. Fresenius, Beitr. Taf. III, V. — Corda, Prachtflora? — Coemans, Spicilège No. 8. — Woronin, Beitr. III, Taf. VI.

2) Vgl. Fresenius, Beitr. Taf. II.

fächer- und hufförmigen Hüten der Hymenomyceten, wie des Champignons, Steinpilzes, Zunderschwammes her, den keulen- oder strauchförmigen Clavarien (Korallenschwämmen), den Peridien der Bovisten und Trüffeln, den Bechern der Pezizen und endlich jenen einfachern Formen, welche als flache oder polsterförmige Körper aus der Oberfläche todter oder lebender Pflanzentheile hervorbrechen und unter dem Namen Lager, Fruchtlager, Stromata, Receptacula zusammengefasst werden.

Manche dieser letzteren, einfacheren Formen schliessen sich, als Uebergänge, an die einfachen Fruchthyphen an, insofern sie Aggregate von solchen darstellen, in mehr oder minder dichter und characteristischer, oft selbst bei einer und derselben Form individuell wechselnder Vereinigung. So z. B. die Gonidienlager von Cystopus, Hypochnus centrifugus Tul. Die Gonidienträger von Penicillium treten theils als Einzelhyphen auf theils dicht vereinigt zu Büscheln, welche den Namen Coremium (Link) erhalten haben. Aehnliches gilt von den Gonidienträgern insectentödtender Sphaeriaceen, deren oft sehr stattliche keulenförmige, auch verzweigte Büschel unter dem Namen Isaria bekannt sind[1]).

Weitaus die meisten, hier vorzugsweise ins Auge zu fassenden Fruchtkörper zeigen viel constantere und schärfere Differenzirungen. Aus der Mannichfaltigkeit der Einzelheiten tritt hier wiederum für die ganz überwiegend grosse Mehrzahl der Fälle die Erscheinung hervor, dass ein Fruchtkörper die für ihn characteristischen Reproductionsorgane (Sporenmutterzellen, Sporenbehälter) in grosser Zahl erzeugt und dass diese mit einander, in bestimmter Gruppirung und an bestimmten Orten des Trägers angeordnet sind. Die Sporenmutterzellen bilden daselbst, für sich allein, oder begleitet von accessorischen, gewöhnlich als Paraphysen bezeichneten Organen, geschlossene Schichten oder andersgestaltete Complexe. Dieselben werden zweckmässig unter dem Namen Hymenium, Fruchtschicht, Sporenschicht, Sporen- (-bildendes) Lager zusammengefasst und von dem übrigen Träger unterschieden. Der beschreibenden Mycologie bleibt es dabei unbenommen, nach Zweckmässigkeit und Tradition für die Hymenien der einzelnen Ordnungen besondere Ausdrücke zu gebrauchen und das Wort Hymenium noch besonders für die Hymenomyceten zu reserviren.

Mit dem Bau der Hymenien haben sich die späteren Capitel zu beschäftigen.

Auch auf viele Erscheinungen welche den Bau und besonders die Entwickelung der Träger selbst, im engern Sinne, betreffen, soll erst später näher eingegangen werden, theils weil die vergleichende Betrachtung der ersten Anlegung derselben die vorherige Discussion der sexuellen Verhältnisse voraussetzt, theils weil es sich vielfach um Erscheinungen handelt, welche für einzelne Abtheilungen characteristisch und daher am zweckmässigsten bei Besprechung dieser, in der II. Abtheilung, darzustellen sind. Mit Hinweisung auf diese weiter unten folgenden Erörterungen seien hier nur einige ganz allgemein wiederkehrende Erscheinungen hervorgehoben.

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1867, 1.

Ein Fruchtkörper beginnt nur in einzelnen Fällen als ein endständiges oder intercalares Stück einer Hyphe, welches dann unter successive nach drei Dimensionen wechselnden Zelltheilungen und ferneren Differenzirungen, in bestimmten geförderten Richtungen zu dem definitiven Körper heranwächst, etwa wie eine Phanerogamen-Anthere, wenn ein solcher Vergleich zulässig ist. Manche Pyrenomyceten-Pycniden (vgl. Abth. II) zeigen dieses exceptionelle Verhalten.

Ganz vorherrschende Regel ist es auch hier, dass, wie bei der Sclerotien- und Myceliumstrangentwickelung, der Körper hervorgeht aus der Vereinigung von Hyphenästen, und dass er dann zunächst wächst, dadurch dass Längenwachsthum und Verzweigung dieser nach einem das Ganze beherrschenden Gesammtplan (v. s. v.) wiederum nach specifisch bestimmten Richtungen fortschreiten, und dass neu entstehende Hyphenäste sich nach Maassgabe des Gesammtplanes zwischen die erstvorhandenen einschieben. Auf dieses, man kann sagen meristematische, neue Glieder und Zweige der Hyphen zu den ersten hinzufügende Anfangsstadium folgt dann in jedem Abschnitte des Körpers das Stadium der Volumzunahme der angelegten Gewebeelemente und deren dauernde Differenzirung, welche je nach den Einzelfällen bis zu sehr verschiedenen Höhegraden fortschreiten kann, ihre höchste Stufe bei Gastromyceten, zumal Phalloideen erreicht.

Die den Körper aufbauenden Hyphenäste nehmen in manchen Fällen ihren Ausgang von einem einzigen am Mycelium entspringenden Zweige; sei es dass derselbe die morphologische Bedeutung eines Archicarps oder Homologon eines weiblichen Sexualorgans mit seinem unmittelbaren Träger habe, wie z. B. bei Eurotium, sei es dass demselben keinerlei sexuelle Beziehung zugeschrieben werden kann, wie oben bei den Sclerotien von Coprinus und von Typhula variabilis angegeben worden und von Brefeld besonders für die ohne Vermittelung von Sclerotien entwickelten Körper von Coprinus-Arten gezeigt worden ist.

In der Mehrzahl der genauer bekannten Fälle sind es von Anfang an zwei oder mehrere bis zahlreiche Hyphenzweige verschiedenen Ursprungs, mit deren Zusammentreten der Aufbau des Körpers anhebt. So bei manchen, unten (Abth. II) näher zu beschreibenden Sporenfrüchten von Ascomyceten; dem sehr einfachen Hymeniumträger von Exoascus Pruni; den meisten oben erwähnten, aus Sclerotien entspringenden Fruchtkörpern (Pezizae spec., Claviceps, Typhula gyrans etc.); den Fruchtkörpern von Agaricus melleus, welche nach Hartig [1]) aus den Mycelsträngen ganz wie die gleichnamigen Zweige dieser ihren Ursprung nehmen. Die meisten nicht fleischigen Hymenomyceten dürften sich hier anschliessen, insofern ihre Fruchtkörper soweit beobachtet [2]) immer als relativ grosse, dichte vom Mycelium entspringende Hyphenbüschel ihre Entwickelung beginnen, und es ist wohl überhaupt keine allzu gewagte An-

---

1) l. c. vgl. oben p. 30.

2) Vgl. z. B. Hartig, Zersetzungserscheinungen des Holzes, p. 21 (Polyporus annosus), p. 32 Trametes Pini), p. 41 (Polyporus fulvus), p. 50 (P. mollis), p. 98 (Hydnum diversidens) u. s. f.

nahme dass die allermeisten Fruchtkörper den in Rede stehenden mehrfädigen Ursprung besitzen. Doch muss eingestanden werden, dass die Zurückverfolgung auf allererste Anfänge bis jetzt nur in den wenigen, oben hervorgehobenen Fällen mit voller Sicherheit möglich gewesen ist.

Viele unscheinbare Fruchtkörper, z. B. die Gonidienträger der Uredineen, die Stromata vieler kleiner Pyrenomyceten bleiben gleichsam auf dem Stadium des Hyphenbüschels stehen, sie gehen in definitiven Zustand über ohne weitere bemerkenswerthe Wachsthumserscheinungen. Wo dagegen ein grösserer Körper gebildet wird, sind in dem Gang des Wachsthums, bei aller Mannichfaltigkeit im Einzelnen, zwei Haupt-Typen zu unterscheiden, welche den beiden oben für das Wachsthum der Mycelstränge einerseits und der Sclerotien andererseits beschriebenen nahe vergleichbar sind. Bei dem einen findet, ähnlich wie bei der Sclerotienanlegung, längere Zeit annähernd gleiches Wachsthum in allen Theilen des Körpers statt; dann folgt als zweites Hauptstadium die definitive Ausbildung durch innere Differenzirung. Die Fruchtkörper der Gastromyceten zeigen diesen Gang am ausgeprägtesten.

Bei dem andern Typus ist der allgemeine Gang ein wie bei den Mycelsträngen oder bei der einzelnen Hyphe gegen bestimmte Orte der Oberfläche fortschreitender progressiver[1]), diese Orte selbst gehen im Wachsen voran und unterhalten dasselbe durch Neubildung von Zellen; mit der Entfernung eines Abschnittes von ihnen erlischt es in demselben nach definitiver Ausbildung der Gewebeelemente. Je nach der Gestalt des Gesammtkörpers und seines voranschreitenden Oberflächenstücks kann dieser Wachsthumsgang spitzenwärts fortschreitend, Spitzen- (akropetales) Wachsthum, oder Randwachsthum genannt werden, die voranschreitenden peripherischen Orte nach anderweitem Brauch Vegetationspunkte und -Ränder; oder es ist progressiv gegen die ganze hymeniumtragende freie Oberfläche des Körpers, wie an den hufförmigen Hüten mehrjähriger Polypori und, mit mancherlei Modificationen und Einschränkungen wohl auch bei andern Hymenomyceten.

Der im Allgemeinen progressive Gang schliesst das Auftreten intercalarer Orte der Neubildung und Ausdehnung, zwischen den Stücken in welchen diese Processe schon aufgehört hatten nicht aus. Das thatsächliche Vorkommen solcher ist jedoch für die streng hierher gehörigen Fälle nirgends präcis nachgewiesen.

Sicher ist dagegen für eine Anzahl von Fällen die Combination der beiden Wachsthumstypen. Z. B. innere Differenzirung und nachheriges progressives Wachsen des als Haupt-Product aus ihr hervorgegangenen Körpers bei Amanita. Der junge Stiel der Coprinen[2]) hat in seiner obern, tiefer als der Scheitel gelegenen Region eine intercalare Querzone, in welcher Neubildung von Zellen durch (meristematische) Theilung andauert; auch das Velum wächst intercalar; das ganze Wachsthum des Hutes aber und die schliessliche Streckung des Stiels geht in progressiver Folge vor sich. Bei den Xylarien, Cordyceps etc. erst progressiv (akropetal) wachsende keulenförmige

1) S. Göbel, in Arbeiten d. Botan. Inst. Würzburg, II, 354.
2) Brefeld, Schimmelpilze, III.

Träger, in welchen später durch innere Differenzirung die Perithecien entstehen u. s. w.

Manche akropetal wachsende Fruchtkörper sind normaler Weise und oft gleichnamig verzweigt, z. B. viele Clavarien, Calocera, Xylarien, Thamnomyces. Die Verzweigungen scheinen hier immer als Gabelungen der Vegetationspunkte zu entstehen, genaue Untersuchungen hierüber fehlen jedoch. Letzteres gilt auch für einzelne Fälle mit anscheinend monopodialer, übrigens immer wenig regelmässiger Verzweigung, wie Agaricus racemosus, Isaria brachiata u. a. Peziza Sclerotiorum hat öfters unregelmässig gestellte, exogen entstehende Zweige an dem stielförmigen, zumal dem im Boden befindlichen Theile ihrer Fruchtkörper. — Von rein adventiven, künstlich provocirten und von monströsen Zweigbildungen ist hier abzusehen.

Die Dauer des Wachsens unter normalen, günstigen Bedingungen, ist nach den Einzelfällen sehr ungleich. Während bei den kleinen zart fleischigen Coprini der ganze Process, von der ersten Anlage bis zu völliger Reife und Rückbildung in 8—10 Tagen (nach Brefeld) durchlaufen sein kann, erhalten derbe, holzige Polyporei Jahre lang neuen progressiven Zuwachs; Trametes Pini z. B. nach Hartig's Schätzung 50—60 Jahre; und zwischen diesen Extremen liegen alle denkbaren intermediären Fälle. Langlebige Formen erfahren selbstverständlich nach dem Wechsel der Jahreszeit periodische Förderungen und Stillstände.

Abgesehen von diesem letzteren Verhältniss, unter gleichbleibenden günstigen Bedingungen, herrscht hier in dem Gange des Wachsens der nämliche Rhythmus wie bei den höheren Gewächsen: erst Anlegung der neuen Theile unter (meristematischer) Neubildung von Gewebeelementen und geringer Volumzunahme; dann die eventuelle Differenzirung der vorhandenen, endlich die definitive Streckung, Vermehrung des Volumens. Die beiden ersten Abschnitte werden immer wenigstens relativ langsam und stetig durchlaufen; sie gehen allmählich in einander über; und das Gleiche gilt von ihrem Uebergang in den dritten Abschnitt für die nicht fleisch-saftigen Formen, wie Xylarien, lederige und holzige Hymenomyceten u. s. w. Bei den fleischig-saftigen Formen, zumal Hymenomyceten, Phalloideen ist der Uebergang in den letzten Abschnitt oft ein jäher und dieser wird relativ und absolut schnell durchlaufen. Von den 8—10 Tagen Wachsthumszeit der erwähnten kleinen Coprinen kommt höchstens das letzte Zehntel auf die definitive Streckung und Entfaltung; für die früheren Stadien werden von den 8—10 Tagen 7—9 in Anspruch genommen. Für viele andere fleischige Hymenomyceten, wie Amanita, ist die Frist welche die beiden ersten Stadien erfordern jedenfalls eine viel längere und Schäffer[1]) übertreibt wohl nicht viel, wenn er sie für Phallus impudicus auf ein Jahr schätzt. Genauere Bestimmungen fehlen jedoch. Die definitive Streckung und Entfaltung aber findet in allen diesen Fällen unter günstigen Bedingungen in höchstens wenigen Tagen statt. Das sprichwörtlich gewordene rasche Emporschiessen der saftigen Pilze hat, gleich jenem der

1) Der Gichtschwamm mit dem grünschleimigen Hute. Regensburg 1760. p. 7.

grünen Frühlingsvegetation, seinen nächsten Grund immer nur in dem jähen Eintritt der letzten definitiven Streckung der längst vorhandenen, stetig und allmählich ausgebildeten Körper.

Es ist in keinem Falle mit aller Bestimmtheit nachgewiesen, dass die peripherischen Hyphenenden welche beim progressiven Wachsthum voranschreiten während des ganzen Vorgangs die nämlichen bleiben, also der Körper aufgebaut würde aus den vereinigten Zweigen einer für den Einzelfall von Anfang an bestimmten und gleichbleibenden Zahl monopodial verästelter Haupthyphen. Bei kleinen Körpern mit schmal bleibendem, von nur wenigen Hyphen gebildetem Scheitel, wie der nachher zu nennenden Typhula kann — muss jedoch nicht — angenommen werden, dass es sich so verhält. Bei den weitaus häufigsten Fällen, wo der voranschreitende Scheitel oder Rand, bei gleichbleibender Dicke und gegenseitiger Entfernung seiner Elemente successive breiter wird, müssen auch successive neue Hyphenäste zwischen die ursprünglichen treten, oder aber dieselben in sympodialer Folge ersetzen.

Bei den langlebigen Formen mit periodischem Stillstande dürften in der trockenen oder kalten Jahreszeit wo dieser stattfindet, die äussersten Enden wohl immer, mindestens zum grössten Theile absterben und zur Zeit der Wiederförderung ersetzt werden durch tiefer entspringende Zweige, welche sich zwischen ihnen vorschieben. Die Orte der abgestorbenen Enden resp. die von ihnen begrenzten Zuwachsstücke sind dann im Innern des älteren Körpers als Zonen erkennbar.

Auf die speciellen Entwickelungserscheinungen soll, aus den oben angegebenen Gründen erst unten zurückgekommen werden. Doch wird es zweckmässig sein hier für die progressiv wachsenden Körper wenigstens einige Beispiele ausführlicher zu beschreiben, deshalb, weil gerade dieser Gang des Wachsthums sehr allgemein verbreitet ist, sowohl über die verschiedenen Abtheilungen der Pilze als über Fruchtträger verschiedenen morphologischen Werthes. Die Beispiele sind im Wesentlichen die früher (1. Aufl.) mitgetheilten.

1. Die stielförmigen Fruchtkörper der sclerotienbildenden Typhulae, speciell z. B. von Typh. variabilis Riess, beginnen an dem Sclerotium in Form des oben (S. 40) besprochenen Bündels fest vereinigter, paralleler, mit den Enden kuppelförmig zusammenneigender Hyphen. Der Körper wächst nun in die Länge. Die in der kuppelförmigen Spitze vereinigten Hyphenenden bleiben hierbei fortwährend sehr zart, protoplasmareich, verhältnissmässig kurzzellig. Mit der Entfernung von der Spitze des wachsenden Fruchtträgers nehmen die Glieder der Hyphen eine Strecke weit stetig an Länge, Weite und Derbheit, der ganze Körper an Dicke und Festigkeit zu; an seinem Grunde findet keine Zunahme mehr statt. Aus diesen Daten geht hervor, dass das Längenwachsthum des Fruchtträgers, soweit es auf Neubildung von Zellen beruht, in und dicht unter der Spitze eingeleitet wird durch das Spitzenwachsthum der vereinigten Hyphen. Jene ist daher als Vegetationspunkt zu bezeichnen. Die im Vegetationspunkt erzeugten Zellen strecken sich dann, in der Reihenfolge wie sie entstanden sind, in die Länge und nehmen ihre definitive Structur an. Mit dem Beginn der Streckung treten an den oberflächlichen Hyphen des unteren sterilen Theiles die Anlagen zerstreuter einzelliger Haare als Zweige hervor, an dem oberen Theile das dichte Geflecht der Hymenialschichte. Zuletzt steht die Thätigkeit des Vegetationspunktes und das Wachsthum des ganzen Körpers stille. Im Innern der vom Vegetationspunkt entfernteren Theile findet wie es scheint keine, jedenfalls keine beträchtliche Neubildung von Zellen mehr statt, weder durch Theilung der vorhandenen

Gliederzellen, noch durch Bildung neuer, zwischen die erst vorhandenen sich einschiebender Hyphenzweige [1].

2. Die ihrer ersten Anlegung und speciellen Structur nach noch in Abth. II zu beschreibenden Fruchtkörper von **Sclerotinia** Sclerotiorum (Fig. 22) brechen als cylindrische Körper aus dem Sclerotium hervor, wachsen in dieser Gestalt auf die Länge von 10 mm oder auch mehr oder weniger und nehmen dann am Scheitel derart an Breite zu, dass sie durch keulenförmige Gestalt in die eines gestielten trichterförmigen Bechers übergehen, der zuletzt selbst seine Ränder nach aussen umkrämpen kann. Der cylindrische Anfang besteht der Hauptmasse nach aus einem Bündel annähernd paralleler Hyphen: die dünnen, zartwandigen Enden dieser stehen im Scheitel des Körpers und bilden miteinander seinen Vegetationspunkt, in welchem das Längenwachsthum andauert, während es mit der Entfernung von ihm successive erlischt, nachdem die Zellen der Hyphen an Länge und Dicke zugenommen haben. Von der parallelen Anordnung der Hyphen finden nur insofern Abweichungen statt, als erstens schon dicht unter dem Scheitel zahlreiche kurze Zweige derselben bogig schräg nach oben und aussen gehen um in der freien Seitenfläche zu endigen, und sich zur Corticalschicht des Körpers auszubilden; und zweitens sind, schon in den ersten, für das blosse Auge kaum sichtbaren Anfängen der Bündel die um die Längsachse stehenden Hyphen etwas lockerer vereinigt als in der Peripherie und mit ihren Enden leicht bogig gegen die Längsachse selbst geneigt. In dieser Form, unter geradlinig fortschreitendem Spitzenwachsthum, wächst das Bündel eine Strecke weit. Dann bleiben die axilen Hyphen im Längenwachsthum zurück, während dasselbe in den peripherischen lebhaft fortschreitet. In dem Scheitel des cylindrischen Körpers entsteht so zunächst ein enger, nur mikroskopisch nachweisbarer Canal, dessen oberer Rand von etwas nach innen gekrümmten Hyphenenden begrenzt wird. Indem nun gegen diesen Rand hin das Wachsthum progressiv fortschreitet, in ihm successive gleichartige Neubildung, hinter ihm allmählich erlöschender intercalarer Zuwachs, Anlegung und Ausbildung der Hymenialtheile etc. stattfindet, geht der cylindrische Körper allmählich in die Gestalt des gestielten Trichters über. Das im Ganzen wenig ausgiebige definitive Dickenwachsthum des Stieles findet hauptsächlich in seiner Peripherie statt, und indem seine axilen Hyphen sich wenig dabei betheiligen, entsteht ein denselben durchziehender enger Längscanal.

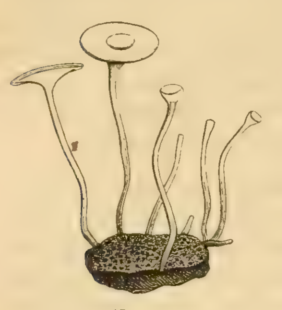


Fig. 22.

Bei anderen gestielten Peziza-Arten, z. B. P. nivea, habe ich die erste Anlegung des Bechers nicht beobachtet, dagegen ist es leicht zu bemerken und auch mehrfach schon dargestellt worden, wie sie durch Neubildung in ihrem Anfangs eingerollten Rande eine Zeit lang wachsen und zuletzt durch eine randwärts fortschreitende Dehnung ihrer Gewebeelemente ihre definitive Form annehmen.

3. Die Fruchtträger von **Stereum** hirsutum (Fig. 23) welche als halbirte, stiellose, seitlich angewachsene Hüte bezeichnet werden, stellen in der Regel unregelmässig rundliche, flache Scheiben dar, deren grösserer Theil von dem Substrate rechtwinkelig absteht, während der andere, oft sehr kleine Theil letzterem fest angewachsen ist; und zwar hat der abstehende Theil bei verticalem Substrat horizontale Richtung, seine obere Fläche ist mit einem dichten Haarüberzug, seine untere mit dem Hymenium bedeckt. Von anderen, öfters vorkommenden unregelmässigeren Formen kann hier füglich abgesehen werden.

Fig. 22. Peziza (Sclerotinia Fuck.) Sclerotiorum Lib. Sclerotium mit hervorbrechenden Fruchtkörpern verschiedenen Alters. Nat. Gr.

1) Vgl. auch Brefeld, Schimmelpilze III. Reinke u. Berthold, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze p. 58.

Die Fruchtträger treten zuerst auf in Form halbkugeliger, 1—2 Millim. grosser, grauweisser Fadenbüschel. Sie entspringen von derben Myceliumfäden, welche in Masse das todte Holz durchsetzen, das von dem Pilze bewohnt wird. Die Büschel werden von zahlreichen Hyphen gebildet, welche ziemlich regelmässig wie Kugelradien von einem Centrum ausstrahlen. In letzterem sind sie dicht mit einander verflochten, gegen die Oberfläche hin durch immer weiter werdende Zwischenräume getrennt, die Oberfläche selbst daher mit abstehenden Haaren bedeckt. Letztere erscheinen unter dem Mikroskop farblos oder gleichförmig bräunlich, die Hyphen des centralen Geflechtes durch Körnchen rothgelben Pigments gefärbt. Mit der weiteren Entwickelung nimmt die (in Beziehung auf das vertical gedachte Substrat) untere Hälfte des halbkugeligen Körpers rothgelbe Farbe und eine glattere, sammetartig aussehende Oberfläche an. Dünne der Faserung folgende Radialschnitte zeigen, dass, soweit die letzterwähnte Beschaffenheit reicht, zahlreiche, meist rothgelbe Pigmentkörnchen enthaltende Hyphen von dem centralen Geflechte strahlig gegen die Oberfläche gewachsen sind, sich in grosser Menge allenthalben zwischen die ursprünglich vorhandenen Haare eingeschoben und diese zwischen sich eingeschlossen haben. Die obere Hälfte des halbkugeligen Körpers behält ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei. Nun beginnt ein lebhaftes Längen- und Spitzenwachsthum derjenigen Hyphen, welche in den Rand der rothgelben unteren Fläche der Hutanlage verlaufen, während die in der Mitte letzterer endigenden sich nicht oder nur wenig verlängern. Die Unterfläche wird daher concav und der horizontale Theil des Hutes hebt sich von dem Substrat ab. An dem Rande dieses Theiles schreitet nun das progressive Wachsthum der Fäden weiter fort. Durchschnitte zeigen, dass derselbe aus einer mächtigen und dichten Lage leicht gegen die Unterfläche geneigter, stumpfer, ziemlich dicker, meist rothgelbe Pigmentkörner enthaltender Fadenenden besteht. Gegen die Ursprungsstelle des Hutes hin setzen sich diese continuirlich in die fertigen Hyphen der Hutsubstanz fort, welche von ihnen durch vollkommen wasserhellen Inhalt, nicht durch grössere Dicke verschieden sind, und der Hutoberfläche parallel strahlig verlaufen. Dicht hinter dem fortwachsenden Rande beginnt die Differenzirung der Hutsubstanz in eine untere farblose Markschicht und eine obere, dünne, durch hellbraun gefärbte Zellmembranen ausgezeichnete Rindenschicht. Dem Rande noch näher fängt auf der oberen Fläche die Entwickelung zahlreicher Haare, auf der unteren die des Hymeniums an. Erstere sind abstehende oder zurückgekrümmte, einfache und derbe Hyphenzweige. Die äussersten derselben überragen und bedecken meistens den wachsenden Rand. Gegen die Hymenialfläche hin wenden sich dicht hinter dem Rande zahlreiche Zweige in schrägem, leicht bogigem Verlauf. Je weiter nach der Basis des Hutes hin, desto zahlreichere Hymenialelemente schieben sich zwischen die erstvorhandenen ein und desto mehr nehmen alle die zur Oberfläche senkrechte Stellung der ausgebildeten Hymeniumbestandtheile an. Der dem Substrat anliegende Theil des Hutes zeigt wesentlich die gleichen Wachsthumserscheinungen, wie der abstehende; nur dringen die Haare seiner Aussenfläche als W u r z e l h a a r e in das Substrat ein. Wie die von J. Schmitz ausgeführten Messungen und die mikroskopische Untersuchung zeigen, findet die Vergrösserung des Hutes nur zunächst dem Rande statt[1]).



Fig. 23.

Fig. 23. Stereum hirsutum Fr. Senkrechter, radialer Durchschnitt durch den Rand eines frischen Hutes, schwach vergr., halb schematisch den Hyphenverlauf zeigend. *p* fortwachsender Rand, hinter demselben 2 Zonen. *h* Hymenialschicht, *m* Medullar-, *r* Rindenschicht, *z* Haarüberzug.

1) Vgl. auch R. Hartig, Zersetzungsersch. d. Holzes p. 130, Taf. XVIII.

4. Die central-gestielten, schirmförmigen Hüte der unbeschleierten Agarici (vgl. Fig. 24) stellen in der frühesten Jugend dem Mycelium aufsitzende cylindrische, ovale, selbst kugelige Körperchen dar, deren oberes Ende etwas zugespitzt ist und welche durchweg aus sehr zarten, festverbundenen, longitudinal verlaufenden Hyphen bestehen. Schon sehr früh — bei den von mir untersuchten Formen zur Zeit wo der ganze Körper erst 1/2—2 Millim. lang ist — wachsen die das obere Ende bildenden Spitzen der Hyphen strahlig divergirend und gleichzeitig sich reich verzweigend auseinander. Es entsteht hierdurch ein halbkugeliges, von dem unteren Theile durch eine flache Ringfurche abgesetztes Köpfchen, die Anlage des Hutes (Fig. 24 *a*). In den Hyphenenden, welche den Rand derselben bilden, beginnt nun ein lebhaftes Spitzenwachsthum, sie verlängern sich fort und fort. Die Enden behalten dabei die ursprüngliche Dicke und bleiben so dicht verflochten wie zu Anfang, sie müssen daher in der Richtung der Hutoberfläche fortwährend neue Verzweigungen zwischen die erstvorhandenen einschieben. Die gegen den Scheitel des Huts verlaufenden Fäden hören früh auf sich zu verlängern. Sie wachsen zu dem Gewebe der Hutmitte heran, während von den in den Rand verlaufenden, in dem Maasse als letzterer sich vorschiebt, zahlreiche Zweige gerade oder bogig nach oben und aussen entsendet werden, die gleichfalls bald aufhören sich zu verlängern und sich zu dem Gewebe der Hutsubstanz ausbilden (Fig. 24, *b*). Gleichzeitig mit diesen, und gleichfalls in centrifugaler Folge, wachsen von der unteren Fläche der in den Rand verlaufenden Schichte dicht gedrängte Zweige aus bogiger Basis senkrecht gegen die Hutunterfläche: die Anfänge des hymeniumtragenden Gewebes und des Hymeniums selbst. Sie sind zuerst gleichlang, die Hymenialfläche ist, wie Hoffmann richtig gegen eine frühere irrige Angabe von mir hervorhebt, zuerst, wenn auch nur kurze Zeit, glatt. In mit einander abwechselnden radialen Streifen findet die Verlängerung der senkrecht nach unten wachsenden Hymenialhyphen in verschiedenem Grade statt. In den einen dauert sie länger an, sie treten über die glatte Fläche hervor, als Lamellentrama, auf welcher sich die Hymeniumelemente von der Basis gegen den freien Rand (Schneide) fortschreitend, in der oben bezeichneten Stellung erheben. In den Interstitien zwischen den Lamellen hören die Hyphenenden früher auf sich zu verlängern und werden direct zu den Elementen des Hymeniums.

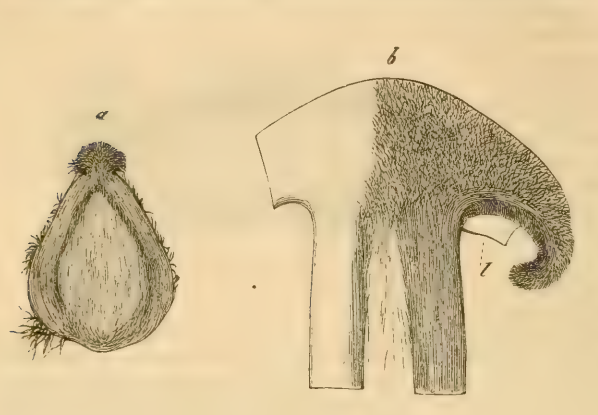


Fig. 24.

Während dieses Wachsthums durch terminale und marginale Neubildung vergrössern sich die von dem Vegetationspunkte oder Vegetationsrande entfernten Theile durch Ausdehnung ihrer Zellen, und zugleich differenzirt sich ihr anfangs überall gleichartiges Gewebe in die verschiedenen beim reifen Fruchtträger vorhandenen Schichten. Auch dieser Process schreitet, wie leicht zu beobachten ist, im Stiele von unten nach oben, im Hute von der Mitte zum Rande fort. Auf der Ausdehnung der stets sehr kleinen ursprünglichen Elemente zu einem Vielfachen ihrer primären Grösse beruht, zumal bei den rasch wachsenden fleischigen Fruchtträgern, die dem blossen Auge wahrnehmbare Vergrösserung jedenfalls zum grössten Theile. Bei Agaricus (Mycena) vulgaris z. B.

Fig. 24. Agaricus (Collybia) dryophilus Bull. Radiale Längsschn. schwach vergr., der Fadenverlauf angedeutet. *a* Ganz junges 1 1/3 mm hohes Exemplar, vollständig. Erster Anfang der Hutanlage. *b* Aelteres Exemplar, Hut 2,5 mm breit. *l* Stück einer Lamelle.

konnte ich durch Messung der Zellen und Bestimmung ihrer Anzahl auf dem Querschnitt feststellen, dass das ganze Längen- und Dickenwachsthum des durchschnittlich 50—60 mm lang werdenden Stieles von dem Zeitpunkte an, wo seine Länge 3 mm beträgt und seine Zellen genau messbar sind, so gut wie ausschliesslich durch Dehnung der letzteren geschehen muss. Dasselbe Resultat erhielt ich für Nyctalis parasitica; ein ähnliches, wenngleich wegen der sehr ungleichen Länge der auf gleicher Höhe stehenden Zellen minder bestimmtes bei Agaricus (Collybia) dryophilus Bull. Im Hute sind genaue Messungen wegen der Krümmungen und Ungleichheiten der Zellen kaum ausführbar, doch zeigt hier der Augenschein gleichfalls eine randwärts fortschreitende oft gewaltige Ausdehnung der Gewebeelemente. Ob überhaupt in den von dem Rande entfernteren Theilen auch noch eine Neubildung von Zellen durch Quertheilung der vorhandenen primären Hyphenglieder und durch Bildung neuer Zweige stattfindet, scheint mir zweifelhaft. In den soeben erwähnten beiden Fällen findet es nicht statt, diese sind jedoch zu vereinzelt, um eine allgemein gültige Behauptung zu erlauben. Es kommen häufig an den bedeutend ausgedehnten oder in Ausdehnung begriffenen Hyphen Zweige vor, welche die Dicke der primären nicht oder wenig übertreffen, reich an Protoplasma sind und hierdurch wie jung entstandene aussehen. Ob sie dies aber wirklich sind, und nicht vielmehr von Anfang an vorhanden, ohne an der späteren Ausdehnung Theil zu nehmen, muss dahin gestellt bleiben. In dem Hymenium findet wohl meist noch lange Zeit nach der ersten Anlegung eine Einschiebung neuer Elemente zwischen die erstvorhandenen statt.

In dem Gesammtwachsthum des Hutes selbst herrscht während aller dieser Vorgänge zuerst eine ausgesprochene Epinastie: die der Oberseite angehörigen Theile wachsen stärker als die der Unterseite; je nach der Lage und Ausdehnung der am stärksten epinastischen Ringzone ist entweder der Hutrand nach innen gerollt, oder die gesammte untere oder Hymenialfläche dem Stiele, selbst bis zur Berührung, genähert; oder, in den meisten Fällen, findet beides statt. Später, gegen das Ende des Wachsens, setzt die Epinastie in Hyponastie um, die Unterseite wächst stärker als die Oberseite, der ganze Hut wird, je nach Einzelfall mehr oder minder rasch, aus der anfänglich glocken- oder kegelförmigen Gestalt wie ein Regenschirm aufgespannt, der eingerollte Rand kann selbst nach oben und aussen umgebogen werden.

Auf die Verschiedenheiten, welche in der Entwickelung und Gestaltung des Hutes einzelner Gruppen und Arten stattfinden, kann hier um so weniger eingegangen werden, als wir erst eine sehr beschränkte Zahl genauer Beobachtungen über solche besitzen. Vorstehende Darstellung gründet sich auf eigene Untersuchungen an Ag. (Mycena) vulgaris Pers., Ag. (Collybia) dryophilus Bull., Nyctalis parasitica Fr.; auf die mit Woronin gemeinschaftlich verfolgte Entwickelungsgeschichte von Agaricus (Clitocybe) cyathiformis, Cantharellus infundibuliformis und auf die Arbeiten H. Hoffmanns. Sie stimmt mit den letzteren überein, bis auf die geringe Differenz, dass nach Hoffmann die Hyphen der Hutmitte bei der Section Mycena nicht radial gegen die Oberfläche verlaufen und in dieser endigen, sondern der Hutoberfläche parallel (so verstehe ich den Ausdruck horizontal) laufen sollen. Es mögen in dieser Beziehung vielleicht Artunterschiede vorhanden sein. Bei Ag. (Mycena) vulgaris ist der Verlauf der von mir angegebene und in dem jugendlichen Hute deutlich zu erkennen. Später ist dies allerdings nicht mehr der Fall, indem das ganze oberflächliche Gewebe des Hutes die Beschaffenheit eines zähen Gallertfilzes annimmt, dessen Hyphen ordnungslos durcheinander gerichtet sind, und der sich als eine zusammenhängende Haut von dem Hute abziehen lässt.

Bei den meisten hierher gehörenden Fruchtträgern, zumal den fleischigen, geht das Wachsthum continuirlich vor sich und erreicht bald sein Ende. Es kann durch ungünstige Bedingungen kurze Zeit verlangsamt oder zum Stehen gebracht werden, um später weiterzugehen; stärker einwirkende Schädlichkeiten, zumal andauernde Trockenheit und Kälte, setzen ihm ein für allemal ein Ziel. Die Toleranz gegen die genannten ungünstigen Einflüsse ist je nach den einzelnen Arten sehr verschieden. Auf der anderen Seite besitzen, wie oben hervorgehoben wurde, die Hüte zahlreicher lederartiger und holziger Formen, z. B. Xylarien, und besonders Hymenomyceten die Fähigkeit, das sistirte Wachsthum von neuem zu beginnen, sobald die hierfür günstigen Bedingungen wieder eintreten. Während jeder Stillstandsperiode nehmen bei letzteren die in dem Rande und der Ober-

fläche des Fruchtkörpers liegenden grossentheils absterbenden Hyphenenden in vielen Fällen eine andere, meist dunklere Farbe an, wie das übrige Gewebe. Man findet dieses daher auf Durchschnitten von dunklen Linien in die erwähnten Zonen abgetheilt (s. z. B. Fig. 23, S. 57). Ferner nimmt das Gewebe der unfruchtbaren Oberfläche am Anfang einer jeden Wachsthumsperiode häufig eine andere Farbe an, als am Ende, und erhebt sich zugleich oft zu Anfang der Wachsthumsperiode plötzlich in Form eines um den ganzen Hutrand gehenden Wulstes, der sich mit dem fortschreitenden Wachsthum wiederum gegen den Rand hin abflacht. Die Perioden des Stillstandes und Wachsens sind daher auch auf der sterilen Oberfläche des Pilzes durch concentrische, dem Hutrande gleichlaufende Zonen bezeichnet, welche den inneren meist genau entsprechen, in anderen Fällen jedoch minder deutlich als diese hervortreten. Es ist kaum nöthig, für solche Pilei zonati Beispiele anzuführen, da sie vielen der gemeinsten und bekanntesten Pilze, wie Stereum hirsutum, Polyporus zonatus, igniarius, fomentarius, Lenzites und ihren Verwandten eigen sind. Die Hymenialseite der meisten dieser Pilze nimmt nur mit der Vorschiebung des Randes fort und fort an Umfang zu, ohne dass damit ein Dickewachsthum nach der Seite des Hymeniums hin verbunden wäre.

Bei einer Anzahl Polyporus-Arten, besonders den Fomentariis Fries (z. B. P. fomentarius, igniarius, Ribis) Trametes Pini, ferner bei Corticium quercinum und verwandten Formen findet dagegen in jeder Wachsthumsperiode auch ein Zuwachs auf der freien Hymeniumoberfläche statt. Durchschnitte durch ältere Exemplare zeigen daher an der Hymenialseite ähnlich wie im übrigen Hutgewebe Zonen oder Schichten, jede dieser entspricht einer Zone der Hutsubstanz und bildet die Fortsetzung derselben, in die äusserste Randzone des Hutes setzt sich die jüngste Hymenialschicht fort.

Persoon (Essb. Schwämme p. 17) und Fries (Epicris. p. 463) nennen die Schichten der erwähnten Polypori Jahresschichten. So sehr auch die Vergleichung derselben mit den Jahresringen der Dicotyledonen in gewisser Beziehung zutrifft, so ist doch noch nicht bestimmt nachgewiesen, dass bei genannten Pilzen alljährlich nur e i n e neue Schicht gebildet wird. Bei den meisten anderen bezonten Schwämmen können im Laufe eines Jahres unzweifelhaft viele Zonen gebildet werden. J. Schmitz hat dies für Stereum hirsutum ausführlich nachgewiesen und eine Menge vielzoniger Hymenomycetenhüte hat nur einjährige Dauer.

§ 13. D e r B a u d e s f e r t i g e n F r u c h t k ö r p e r s bleibt entweder ein deutlich fädiger oder er wird, in dem S. 4 bezeichneten Sinne des Wortes pseudoparenchymatisch. In reich differenzirten Körpern können beide Structurformen auf verschiedene Schichten und Regionen vertheilt sein.

In dem erstgenannten Falle kann der Verlauf der Hyphenverzweigungen der Hauptmasse nach ein ohne hervortretende Regelmässigkeit nach allen Seiten hin verschlungener sein, wie bei den meisten Sclerotien. So in den Körpern mit nicht peripherisch-progressivem Wachsthum und den S. 53 erwähnten kleinen, bei denen letzteres wenigstens nur schwach hervortritt, wie den Uredineen, endophytischen Ascomyceten (z. B. Rhytisma, Polystigma, Epichloe). Auch die Hüte von Morchella und Helvella sind hier zu nennen. Wo dagegen das Wachsthum ein ausgeprägt scheitel- oder rand- oder oberflächenwärts progressives war, da behält in der Regel die Hauptmasse der Hyphen einen diesen Richtungen entsprechenden Verlauf, und dieser kann bei grossen Körpern auf der Durchschnitts- oder Bruchfläche oft schon mit blossem Auge als Faserung erkannt werden. Derselbe entspricht entweder sehr genau der Gestalt und Wachsthumsrichtung der Theile, wie z. B. bei dem Fig. 23, S. 57 dargestellten Stereum hirsutum, den Stielen kleinerer Agarici; oder die Fäden sind wellig gebogen und durcheinander geflochten, auch wohl mit mehr oder minder reichlichen nach den verschiedensten Richtungen

gehenden Verzweigungen ein auf den ersten Blick ganz wirres Geflecht bildend, wie z. B. im Hutfleisch vieler Agarici. Richtig geführte Durchschnitte lassen jedoch auch hier gewöhnlich einen Hauptfadenverlauf erkennen, welcher der Regel entspricht. Ausnahmen fehlen allerdings nicht vollständig. Ein besonderes auffallendes Beispiel solcher ist Polyporus annosus[1]), mit dauernd progressivem Wachsthum des Hutrandes und der Hymenialvorsprünge, aber, mit Ausnahme des äussersten Randes letzterer, anscheinend ganz ordnungslos nach allen Richtungen gehender Verzweigung und Verflechtung der dünnen Hyphen. Auch auf R. Hartig's Beschreibung von Polyporus fulvus[2]) mag hier kurz hingewiesen werden.

Für die Körper mit pseudoparenchymatischer definitiver Structur könnten nur mannichfach variirte Einzelfälle angegeben werden, deren Aufzählung hier nicht am Platze wäre.

Den meisten, wenn auch nicht allen Fruchtkörpern aller Structurtypen gemeinsam ist die mehr oder minder scharfe Sonderung einer peripherischen Schichte von dem inneren Gewebe. Wo es sich um Körper mit reicher innerer Differenzirung handelt, wie besonders bei Gastromyceten, treten auch in Beziehung auf das hier in Rede stehende Verhältniss viele eigenartige, in spätern Abschnitten nach Einzelfällen zu erwähnende Erscheinungen auf. Bei progressiv wachsenden Körpern und auch bei manchen kleinen mit wenig hervortretender Gliederung ist die Sonderung meist diese, dass eine innere minder dichte und feste Masse, welche Mark, Medullarmasse heissen mag, in den nicht direct Fortpflanzungsorgane tragenden Theilen, ähnlich wie bei den Sclerotien von einer peripherischen Rinden- oder Corticalschichte (in Specialfällen auch Pellicula, Cutis genannt) umschlossen wird, welche den Körper nach aussen abgrenzt. Wo dieser dann auf seiner Oberfläche direct Fortpflanzungsorgane bildet, tritt die Hymenialschicht an Stelle der corticalen. Dass sowohl Medullar- als Rindenmasse wiederum in untergeordnete Lagen gesondert sein können, bedarf keiner ausdrücklichen Hervorhebung.

Die Rindenschicht ist von der Medullarsubstanz entweder nur durch Bau, Grösse, Festigkeit der Verbindung ihrer Elemente, bei gleicher Anordnung derselben (Faserung) oder auch in der letzteren Beziehung verschieden.

In dem ersten Falle ist es Regel, dass die Rinde in Folge geringerer Weite und dichterer Verbindung ihrer Elemente ein festeres Gefüge erhält als die Medullarsubstanz. So bei sehr vielen fleischigen oder knorpeligen Schwämmen, wie den grösseren Clavarieen, Calocera, vielen Agaricinen, Pezizen, dem Stroma von Rhytisma und ähnlichen Formen u. s. w. Die Zellen der Corticalschichte haben dabei oft gefärbte, sclerotische Wände, die des Markes nicht, z. B. Peziza hemisphaerica, Rhytisma, Stereum hirsutum etc. Bei anderen ist die Rinde durch gelatinöse Zellwände von dem Marke unterschieden, z. B. Hut und Stiel von Agaricus (Mycena) vulgaris, Hut von Russula integra, Panus stypticus und vielen anderen Agaricinen von zähem Gallertfilz überzogen, während die innere Substanz aus nicht gelatinösem Gewebe besteht. — Vom Marke ver-

1) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen d. Holzes, p. 21.
2) l. c. p. 40.

schiedene Anordnung der Rindenelemente kommt bei Körpern mit fädiger Structur häufig vor und zwar in der Form dass das Mark der Gestalt des Körpers entsprechend gefasert ist, von seinen Hyphen aber zahlreiche Zweige in scheitelwärts convexer Biegung gegen die Oberfläche abgehen um hier, in reicher Verästelung und dichter Verbindung mit einander zu endigen. Die Enden selbst bilden entweder ein ordnungsloses Geflecht (z. B. Auricularia mesenterica, Polypori spec. oder aber sie ordnen sich senkrecht zur Oberfläche, so dass die Rinde aus pallisadenartig auf jene gestellten Zellen oder Zellreihen aufgebaut erscheint. Z. B. Peziza Sclerotiorum, das grosszellige Gewebe auf der Aussenfläche des Stiels von Helvella crispa und elastica, der Aussen- und Innenfläche des hohlen Stiels von H. esculenta, Guepinia contorta[1]); die spiegelglatte Hutoberfläche von Polyporus lucidus (Fig. 25), auch jene von P. fomentarius.

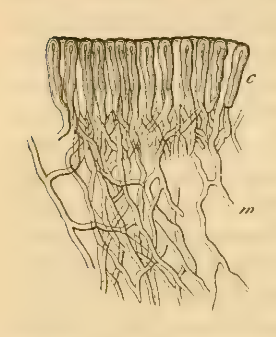


Fig. 25.

Wohl bei der überwiegenden Mehrzahl der Formen stehen von der Oberfläche Haare ab, welche von den Hyphen des Körpers als Zweige entspringen und diesen Ursprung auch bei pseudoparenchymatischer definitiver Structur des Körpers stets erkennen lassen. Sie entspringen theils von den Hyphen der Oberfläche selbst, theils mehr oder minder tief unter dieser, um alsdann quer durch die ihre Insertion bedeckenden Gewebeschichten nach aussen zu treten. Ihrer Gliederung nach sind sie einfache Zellen oder Zellreihen, unverzweigt oder ästig. In ihrer speciellen Gestaltung, Richtung, Grösse, Färbung, Structur und Verdickung der Membranen stehen sie an Mannichfaltigkeit den Haarbildungen höherer Gewächse kaum nach; die mannichfaltigste Formenreihe derselben dürfte bei Peziza und verwandten Ascomyceten zu finden sein, auch Erysiphe, Chaetomium sind hervorzuheben.

In vielen Fällen sind ferner die Haare zu Büscheln fest verbunden, welche je nach ihrer Specialform dem blossen Auge als Borsten, Schuppen, Warzen erscheinen, z. B. Hutoberfläche von Polyporus hirsutus, hispidus, Hydnum auriscalpium, Tremellodon gelatinosus etc.; auch die cylindrischen, am Ende trichterförmig verbreiterten Büschel der sterilen Hutfläche von Fistulina hepatica welche ihrer Gestalt nach als Rudimente der Tubuli der Hymenialfläche bezeichnet worden sind[2]). — Ist der oberflächliche Haarfilz sehr dicht, so kann Zweifel darüber entstehen, ob man ihn als solchen oder als Corticalschichte bezeichnen soll, was in jedem Einzelfalle nach Zweckmässigkeit zu entscheiden ist.

Fig. 25. Polyporus lucidus. Dünner Längsschnitt durch die Oberfläche des Huts. *c* Rindenschicht, *m* Markhyphen. Vgr. 190.

1) Dacryomyces contortus Rabenh. Herb. Mycol. Nr. 1984.
2) Fries, S. Mycol. I, 396.

Wo der Fruchtkörper dem Substrat angrenzt, pflegen einzeln stehende oder zu Büscheln vereinigte Haare die Eigenschaft von Wurzelhaaren, Rhizoiden anzunehmen.

Hier wäre wiederum der Flechten-Thallus und zwar speciell jener der strauch- und blattartigen heteromeren Formen zu behandeln. Aus Zweckmässigkeitsgründen soll dies jedoch der III. Abtheilung vorbehalten bleiben.

Capitel III. Die Sporen der Pilze.

§ 14. Die Fortpflanzung der Pilze, in des Wortes weitestem, die Erzeugung neuer Bionten durch ein Mutterindividuum bedeutendem Sinne, geschieht allgemein derart, dass Zellen aus dem Mutterverbande abgegliedert — meist völlig abgetrennt werden um dann zu den Tochterbionten weiter heranzuwachsen, wenn die nöthigen Bedingungen gegeben sind. Die einzelne Zelle, welche von der Mutter abgegliedert wird und besagter Entwickelung zu einem oder mehr als einem Bion fähig ist, nennen wir hier Spore; der empirisch festgestellte Entwickelungszeitpunkt in welchem sie aus dem ernährenden Verbande mit der Mutter abgegliedert wird, ist der Zeitpunkt, der Zustand in welchem sie sich alsdann befindet, der Zustand der Reife; der Beginn der Weiter-Entwickelung der reifen Spore wird ihre Keimung genannt.

Nach allgemeinem histiologischen Gesetz ist jede Spore zunächst die Tochter einer (oder auch mehr als einer) Mutterzelle, welche hiernach Sporenmutterzelle zu heissen hat.

Nach speciellen Eigenschaften, Bau, Entstehungsmodus, nach Stellung im Entwickelungsgange der Species und den hieraus sich ergebenden Homologien bestehen unter den Sporen und ihren Mutterzellen viele und grosse Unterschiede und in dem Entwickelungsgang einer Species können mehrerlei differente Sporen gebildet werden. Nach diesen verschiedenen Gesichtspunkten sind daher verschiedene Kategorien, Arten, Formen von Sporen und Sporenmutterzellen zu unterscheiden. Die Terminologie wendet zu dieser Unterscheidung theils Adjectiva theils Compositionen mit dem Worte Spore an, wie Schwärmspore, Schlauchspore, Ascospore u. s. f., theils auch besondere Worte, wie Gonidium, Ascus, Basidium u. v. a. Jeder dieser Ausdrücke bezeichnet Sporen oder deren Mutterzellen in dem vorangestellten allgemeinen Sinne des Wortes nach einer bestimmten besondern Beziehung. Dies sei hier zur vorläufigen Verständigung vorausgeschickt. Ausführlichere Erklärungen und Motivirungen sind dem IV. Capitel vorbehalten.

Die Unterscheidung zwischen Sporen nebst ihren Mutterzellen einerseits und vegetativen Zellen andrerseits ist natürlich zunächst hergenommen von solchen Fällen, in welchen Unterschiede scharf hervortreten, und das ist die grosse Mehrzahl. Dass unter einer grossen, reich abgestuften Reihe von Formen auch solche vorkommen, bei welchen jene Differenzen minder scharf, oft

recht verwischt sind, ist a priori zu erwarten. Beispiele dafür sind Erscheinungen wie die Seite 4 als Sprosspilze beschriebene Vegetationsform, bei welcher jede Sprosszelle ebensogut Spore in obigem Sinne genannt werden kann; oder die später bei Mucorinen, Tremellinen, Ascomyceten zu beschreibenden Bildungen von Gemmen durch Abgliederung keimfähiger Zellen aus dem Verbande von vegetativen Hyphen. Der Deutlichkeit schadet es nicht, in solchen Fällen das Wort Spore immer consequent anzuwenden. Ob statt seiner andere Ausdrücke zweckmässiger Weise einzuführen sind, ist in jedem einzelnen Fall durch eine vernünftige Convention zu entscheiden.

Von den Eigenschaften der Sporen, den Erscheinungen bei ihrer Entstehung und Reifung, kehren viele bei den verschiedensten Einzelgruppen der Pilze wieder, sind also nothwendig Gegenstand allgemein übersichtlicher Betrachtung. Andere sind auf bestimmte Einzelgruppen beschränkt, könnten also erst bei Besprechung dieser zur Erörterung kommen. Im Interesse der Uebersichtlichkeit empfiehlt es sich jedoch, sie mit jenen erstgenannten in eine generelle Darstellung hier zu vereinigen und nur das unumgänglich Nothwendige den Specialdarstellungen in der II. Abtheilung vorzubehalten. Hierzu gehören, wie ausdrücklich hervorgehoben sein mag, ganz besonders die Fragen nach den Homologien und den sexuellen Verhältnissen, welche vielfach noch unklar und streitig sind und von Fall zu Fall discutirt werden müssen.

I. Entwickelung und Ausstreuung der Sporen.

§ 15. Nach dem derzeitigen Stande der Zellenlehre entsteht jede Zelle als Tochterzelle einer Mutterzelle und zwar, wenn man von der Copulation und der sogenannten Vollzellenbildung [1]) absieht, durch einen in der letzteren sich vollziehenden Theilungsprocess. An diesem nehmen entweder alle in der Zellmembran eingeschlossenen Formbestandtheile der Mutterzelle Antheil, die ganze Mutterzelle wird in Tochterzellen aufgetheilt; oder es wird nur eine von den übrigen Theilen gesonderte Protoplasmaportion, einschliesslich Zellkern, zur Tochterzellbildung verwendet, ein Rest bleibt hierzu unverbraucht um dann eventuell anderweite Verwendung zu finden. Ersterer Process wird mit dem herkömmlichen Namen Zelltheilung bezeichnet, letzterer heisst, nach ursprünglich missverständlicher Auffassung, freie Zellbildung. Die Worte totale und partielle Theilung würden dermalen die Erscheinungen wohl besser bezeichnen.

Bei der Bildung der in Rede stehenden Reproductionszellen kommen, nach Einzelfällen vertheilt, beide Modi der Zellbildung vor; die meisten Fälle gehören der totalen Theilung an; für die sogenannte freie Zellbildung liefern

1) Von der Copulation und Verschmelzung von Zellen sehe ich hier, aus theilweise schon oben angedeuteten Zweckmässigkeitsgründen ab. Was darüber zu sagen ist findet sich in Abth. II. Die »Vollzellenbildung« oder »Verjüngung« dagegen schliesse ich aus, weil sie doch nicht die Entstehung einer neuen vorher als solche nicht dagewesenen, sondern nur die Umgestaltung einer bereits vorhandenen Zelle ist.

die Sporenschläuche oder Asci exquisite Beispiele; für einzelne Fälle (Sporenbildung von Mucor, Saprolegnieen etc.) kann Zweifel darüber bestehen, welchem der beiden Typen sie unterzuordnen sind. Mit eventueller Ausnahme dieser letzteren Erscheinungen sind die totalen Theilungen Zweitheilungen mit Bildung fester Scheidewände. Von den Einzelheiten des Theilungsprocesses selbst kennt man nicht mehr als für die vegetativen Hyphen, d. h. das Auftreten der Scheidewand.

Theils nach den angedeuteten Differenzen, theils nach characteristischen bei den Theilungen auftretenden Gestaltungserscheinungen unterscheidet man folgende Hauptformen der Bildung von Sporenmutterzellen und Sporen.

§ 16. 1. Intercalare Bildungen. In der Continuität der wachsenden Hyphe liegende Stücke werden zu besonderen, durch Gestalt und Bau ausgezeichneten Zellen abgegrenzt, erhalten die Eigenschaften von Sporen oder Sporenmutterzellen und werden zuletzt frei durch allmähliche Zersetzung oder Verquellung ihrer Träger. Ihre Stellung zeigt in den bekannten Fällen keine strenge Regelmässigkeit. Von normalen Bildungen gehören hierher die Dauersporen von Protomyces, Cladochytrium, die Sporen von Entyloma. Sodann nicht seltene Fälle der oben schon kurz erwähnten Gemmenbildung. (Vgl. die von Mucorinen, Tremellinen handelnden Abschnitte).

2. Acrogene Abgliederungen. Endstücke in ihrem Längswachsthum begrenzter Hyphenzweige werden durch querwandige Theilung als Reproductionszellen abgegrenzt. Letztere sitzen daher, wenigstens während ihrer Entstehung auf dem Scheitel eines Stiels oder Trägers. Man nennt diesen Sporenträger, nach Léveillé Basidium (auch Basidie) Sterigma (Stützschlauch, Ascus suffultorius Corda). Bei reicher gegliederten Formen ist das Basidium selbst schon eine auf dem Hyphenast terminale eigenartig gestaltete Zelle. Sporen entstehen dann häufig als die Enden dünner stielartiger Auszweigungen derselben. Die directen Stiele der Sporen werden in diesem Falle im engeren Sinne des Wortes Sterigmen genannt und die Zelle von der sie entspringen Basidium. Bei einfacherer Gliederung gebraucht man beide Ausdrücke nach Zweckmässigkeit. In den überaus mannichfaltigen, meist der Specialbeschreibung zu überlassenden Einzelfällen treten eine Anzahl allgemein wiederkehrender Erscheinungen nach der Form der Abgliederung, nach Zahlenverhältniss, und nach der endlichen Lostrennung der abgegliederten Theile von dem Träger hervor.

Was die Form der Erscheinung betrifft, so kann erstlich die Querwand unterhalb des (meist verbreiterten) Scheitels der Trägerzelle auftreten; das durch sie abgegrenzte Stück ist die Spore; sie sitzt ihrem Träger mit diesem ohngefähr gleichbreiter Basis auf. Einfachste Beispiele hierfür sind die meisten Uredo-Sporen (Fig. 26), die Teleutosporen von Uromyces. Ein zweiter Fall ist der, dass aus der Trägerzelle an bestimmten Punkten Zweige hervorsprossen, und diese entweder ganz, an ihrer meist sehr stark verschmälerten Insertionsstelle, nach Sprosspilzart (S. 5), abgegliedert werden, oder sich strecken zu dünnen, in oben bezeichnetem engerem Sinne Sterigmen genannten Stielen, deren anschwellender Scheitel als Spore abgegliedert wird. Vgl. die nachher zu nennenden Beispiele der Basidiomyceten, Eurotium, Penicillium, Haplo-

trichum, Peziza Fuckeliana etc. — Zwischen den genannten Extremen intermediäre Fälle sind fast selbstverständlich und bedürfen keiner weiteren Beschreibung.

Eine Trägerzelle oder Basidie kann eine einzige oder kann mehrere bis viele Reproductionszellen acrogen abgliedern. Ersteres ist der Fall bei den meisten Formen der ersten soeben genannten Kategorie, z. B. Uredo-Sporen von Puccinia, Uromyces u. a. Für die zweite Kategorie sind die Basidien von Entomophthora zu nennen, auch jene der meisten Tremella- und Exidia-Arten und Auricularia Auricula Judae, mit langen, den angeschwollenen Scheitel als Spore abgliedernden Stielsprossungen (Fig. 27).

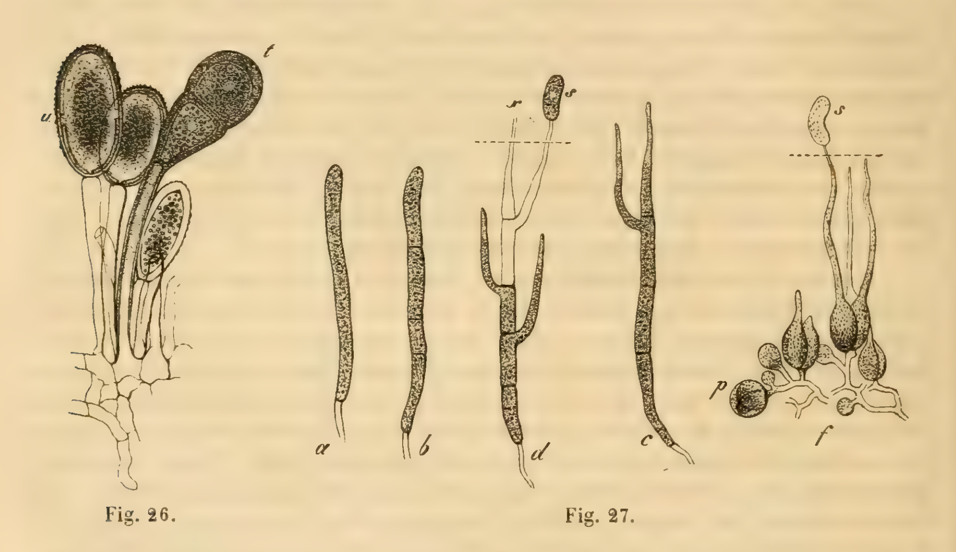


Fig. 26. Fig. 27.

Die acrogene Abgliederung einer Mehrzahl von Fortpflanzungszellen erfolgt entweder simultan oder succedan. Ersteres indem an dem Scheitel der Basidie gleichzeitig eine Anzahl Sprossungen auftreten, gleichen Schritt haltend wachsen und zu gleicher Zeit Abgliederung erfahren, sei es an ihrer Insertionsstelle, sei es unter ihrem vom Stielsterigma getragenen Scheitel. Das Protoplasma der Basidie wird für diesen Process verbraucht ohne nachher

Fig. 26. Puccinia Graminis. Stückchen eines Hymeniums. *u* Uredosporen mit 4 Keimporen im Aequator. *t* ein Teleutosporenpaar, die obere mit einem Keimporus im Scheitel. Vergr. 390.

Fig. 27. *a—d* Auricularia Auricula Judae. Basidien- und Sporenentwickelung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *a* Cylindrische Endzelle einer Hyphe, aus welcher durch Quertheilung (*b*) mehrere Basidien hervorgehen. Jede dieser treibt aus ihrem obern Ende ein schmal conisches langes Sterigma (*c*, *d*), dessen anschwellender Scheitel als Spore (*s*) abgegliedert wird. *x* Sterigma dessen Spore abgefallen ist. Vergr. 390. — *f* Exidia spiculosa Sommerf. nach Tulasne, stark vergr. Basidienentwickelung. Aus der Zelle *p* sind durch kreuzweise Theilung 4 Basidien hervorgegangen. Jüngere und spätere Entwickelungszustände dieser zeigen die übrigen Theile der Figur, *s* Spore. — Die punktirten Linien bezeichnen die Oberfläche des Hymeniums.

eine Erneuerung zu erfahren. Simultan abgliedernde Basidien dieser Kategorie sind vor allem characteristisch für die Hymenien der meisten Basidiomyceten [Hymenomycetes, Gastromycetes (Fig. 28, 29), Calocera, Dacryomyces]. Sie sind meist keulenförmige Endzellen von Hyphenzweigen und gliedern an ihrer breiteren Scheitelfläche Sporen ab, gewöhnlich als die Enden langer Sterigmen, selten (Geaster hygrometricus, Scleroderma, Polysaccum, Phallus) als ungestielte Sprossungen von länglicher oder kugeliger Gestalt; die weitaus meisten der Regel nach je vier, andere wie Calocera, Dacryomyces, Arten von Hymenogaster, Octaviania je zwei, wenige (Phalloideen, Geaster, Rhizopogon) 6—9; kleine Abweichungen von diesen regulären Zahlen finden sich zumal bei den nicht viersporigen Formen nicht selten; bei Hymenogastreen (z. B. Hymenogaster Klotzschii) selbst einsporige Basidien.

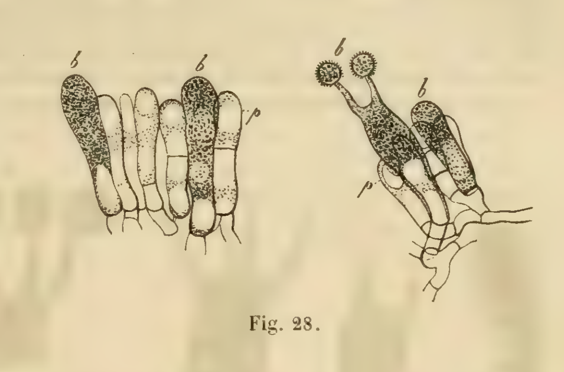


Fig. 28.

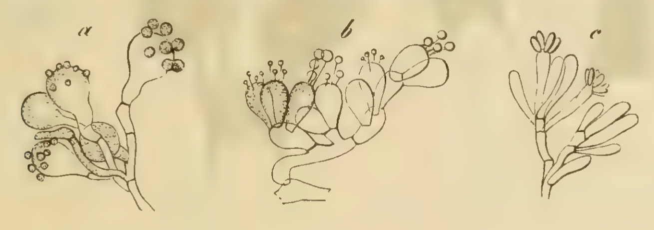


Fig. 29.

Ausserhalb der Hymenomycetengruppe kommen simultan vielsporige Basidien, in sehr mannichfaltigen Gestaltungen vielen Gonidienträgern zu, z. B. Peziza Fuckeliana, Botryosporium, Haplotrichum, Gonatobotrys. Die Zahl der abgegliederten Sporen ist hier bei normaler Entwickelung eine höhere als bei den Basidiomyceten. Sie stehen meist auf kurzen Stielchen dicht beisammen, so dass man von simultan entstandenen Sporenköpfchen reden kann. Auch die typisch einzelligen gonidienabschnürenden Zweige von Peronospora schliessen sich hier an, zumal durch Vermittelung der von Cornu als Basidiophora unterschiedenen Form.

Die simultan mehrsporigen Basidien der Basidiomyceten sind, wie oben bemerkt, vor der Sporenbildung in der Regel mehr oder minder breit keulenförmige, bei Calocera

Fig. 28. Octaviania carnea Corda. Dünne Schnitte durch das Hymenium. *b*, *b* Basidien, die eine mit zwei in Bildung begriffenen Sporen. *p* Paraphysen. Vergr. 390.

Fig. 29. Gastromyceten-Basidien auf ihren Tragfäden. *a* von Geaster hygrometricus mit 8 ungestielten Sporen; *b* viersporige von Lycoperdon pyriforme; *c* vier- bis achtsporige von Phallus caninus. Vergr. 390.

und Dacryomyces cylindrische Zellen, zartwandig, reich an feinkörnigem Protoplasma, welches entweder ihren ganzen Innenraum erfüllt oder durch Vacuolen unterbrochen ist. Wohl in allen findet sich ein Zellkern, wenn dieser auch bei kleineren Formen bis jetzt vergebens gesucht oder übersehen wurde. Wo er beobachtet ist — Dacryomyces, Calocera, Corticium calceum und besonders in den bis $^1/_4$ mm lang werdenden Basidien von Corticium amorphum (Fig. 30) hat er die Gestalt eines kugeligen schwach lichtbrechenden Körpers welcher eine kleine, sehr stark lichtbrechende Kugel (Nucleolus?) einschliesst, und liegt ohngefähr in der Mitte der Zelle. In jüngern Entwickelungsstadien des Basidiums wurde er nicht gefunden; mit dem Beginn der Sterigmenbildung entschwindet er wiederum der Beobachtung. Nähere Untersuchungen über sein Verhalten bei der Sporenbildung selbst sind noch anzustellen. Hat die Basidie ihre volle Grösse

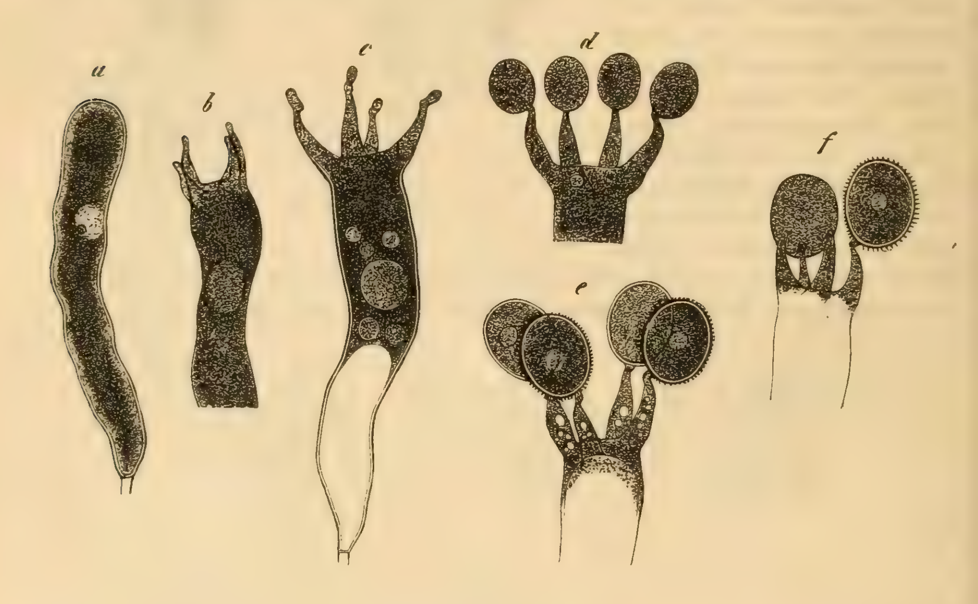


Fig. 30.

erreicht, so treten an ihrem abgerundeten Scheitel die Sterigmen hervor, als schmal pfriemenförmige Aussprossungen. Wenn dieselben eine bestimmte Länge erreicht haben, so schwillt ihr bis dahin fein gespitztes Ende zu einer Blase an, welche allmählich die Gestalt, Grösse und Structur der fertigen Spore erhält. In dem Maasse als dieses fortschreitet wandert das Protoplasma der Basidie in die Anschwellungen; zuletzt, nach fast vollständiger Ausbildung der Sporen werden diese durch je eine Querwand abgegrenzt, die Basidie hat ihr Protoplasma grösstentheils abgegeben, behält jedoch einen dünnen Wandbelag und bleibt turgescent. Junge, frisch gereifte Sporen vieler Arten lassen einen centralen hellen Kreis unterscheiden, von welchem zu untersuchen bleibt, ob er ein Zellkern ist und aus jenem der Basidie hervorgeht.

Die Abgliederungsstelle der Spore liegt entweder (z. B. Coprinus) genau in der Spitze des Sterigma; oder (Fig. 30) etwas unterhalb dieser an einem nach Aussen gerichteten Knick derselben, so dass die Spore ein Spitzenstück als kurzes Stielchen mitnimmt; selten, nämlich bei Bovista und einigen Lycoperdon-Arten an der basalen In-

Fig. 30. Corticium amorphum Fr. Sporenentwickelung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *a* fast erwachsene Basidie mit Zellkern. *f* Basidie mit zwei reifen Sporen; zwei andere sind schon abgefallen. Vergr. 390.

sertionsstelle des Sterigma, so dass dieses der Spore als langer Stiel anhängen bleibt. — In den oben genannten Fällen wo die Sterigmen mangeln, verläuft der Abgliederungsprocess im übrigen, soweit bekannt, dem beschriebenen gleich.

Als Beispiel einer andern hierher gehörigen Form ist Arthrobotrys, Fig. 21 S. 50 zu vergleichen.

Bei den succedan mehrere Fortpflanzungszellen abgliedernden Basidien wiederholt sich der Process der Abgliederung mehrmals nacheinander auf einer Basidie. Derselbe tritt in drei scharf characterisirten Unterformen auf, denen sich dann noch einige besondere Erscheinungen anreihen.

Jene drei Unterformen können unterschieden werden als sympodiale, als einfach- und als ästig-reihen- oder kettenweise Abgliederungen.

Bei der succedan sympodialen Form (Fig. 31, 32) gliedert das immer fein zugespitzte Ende der Basidie oder des Sterigma zuerst eine einzelne acrogene Spore ab. Dann sprosst dicht neben der Insertionsstelle dieser eine neue Anschwellung hervor, welche die erste Spore zur Seite drängt um ihrerseits das Ende des Trägers einzunehmen, und dann selbst eine Spore abzugliedern. Der gleiche Vorgang kann sich dann viele Male wiederholen; die jüngste in Bildung begriffene Spore steht jedesmal auf dem Scheitel, ihre ältern Schwestern daneben oder successive darunter. In den allerextremsten Fällen werden sie sehr bald vollständig losgetrennt um abzufallen oder der jüngsten nur angeklebt zu

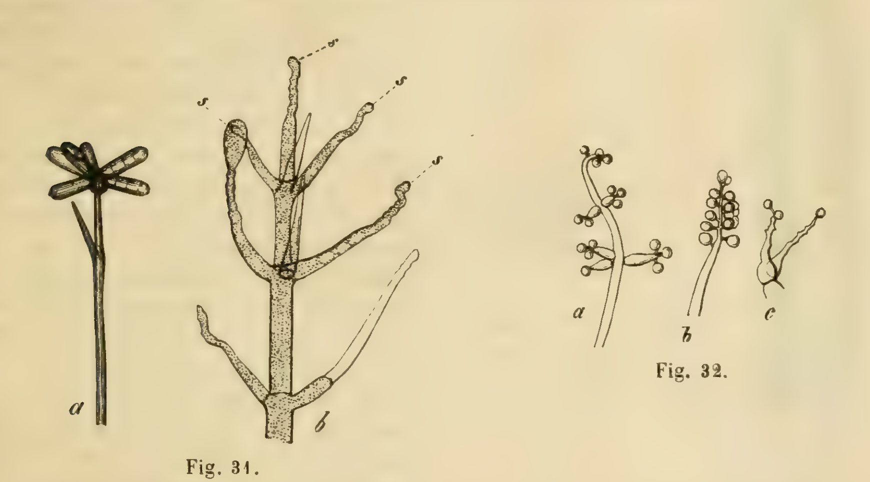


Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 31. Dactylium macrosporum Fr. Enden von sporentragenden Hyphen, 300mal vergr. *a* trocken, oben Sporenköpfchen. *b* in Wasser; auf den Zweigenden Anfänge der jüngsten Sporen *s*; die darunter stehenden kleinen Unebenheiten sind die Ansatzstellen der älteren, durch das Wasser abgelösten Sporen. Vergr. 300.

Fig. 32. Botrytis Bassii Bals. *a* Ende einer jungen sporentragenden Hyphe. Kurze Seitenzweiglein haben je 1—4 runde Sporen succedan abgegliedert. *b* altes Sporen abschnürendes Zweigende, mit ansitzenden Sporen dicht bedeckt, die jüngste dieser scheitelständig. *c* zwei sporenabschnürende Zweige, deren Sporen mit Ausnahme der jüngsten obersten abgefallen sind. *a* nach 390-, *b* nach etwa 700facher Vergr. Vgl. Bot. Zeit. 1867.

bleiben: z. B. bei der Gonidienbildung von Epichloe typhina, Claviceps, den als Acrostalagmus Corda bezeichneten Formen. In anderen Fällen, wie Botrytis Bassii, den kleinen Gonidien von Hypomyces- und Hypocrea-Arten[1]) entsteht jede jüngste Spore wenigstens soweit über der vorigen, dass die Insertionsstellen Raum behalten, die Sporen bleiben daher vereinigt zu sympodialen oder succedanen Köpfchen. Werden sie losgetrennt so treten ihre Insertionsorte als Unebenheiten, selbst kurze Stielchen, an dem Trägerende hervor (vgl. Fig. 32). Träte an diesem zwischen je zwei Sporen eine Streckung ein, so käme die oben, S. 49, Fig. 20 für Phytophthora dargestellte sympodiale Anordnung zu Stande.

Bei der Bildung einfacher succedaner Reihen oder Ketten wiederholt sich die Abgliederung unter der Insertion jeder Fortpflanzungszelle in der gleichen Richtung und der gleichen Form wie die erste geschah. Fand diese in Form einer breiten Querabgliederung statt, so wächst das Trägerende unter der jüngsten Spore jedesmal ein bestimmtes Stück in die Länge um dann eine neue Querabtrennung zu erfahren; findet Sprossung mit verschmälerter Insertion statt, so tritt nach jeder Abgliederung unter deren Ansatz eine der vorigen gleiche nachher abzugliedernde Sprossung aus dem bleibenden Trägerscheitel hervor. Auf diese Art wird eine Kette gleichartiger Glieder erzeugt, welche um so jünger sind, je näher sie dem abgliedernden Trägerende stehen. Ihre Zahl kann eine sehr hohe, 20—30 und mehr werden. Beispiele hierfür sind die Gonidien der meisten Erysipheen, von Cystopus, Penicillium, Eurotium, Cordyceps, die Aecidien, die Uredosporen von Coleosporium, Chrysomyxa u. a. m. (Fig. 33).

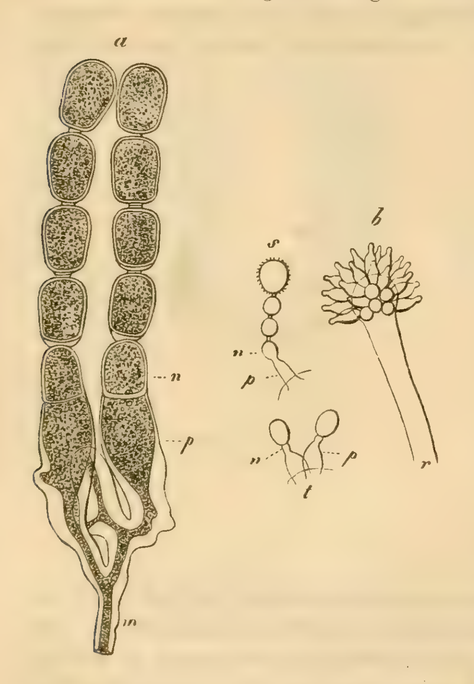


Fig. 33.

Aestige Ketten entstehen derart, dass am Scheitel eines fadenförmigen Trägers eine oder mehrere nebeneinander stehende Aussprossungen abge-

Fig. 33. *a* Cystopus Portulacae, Myceliumast *m*, zwei gonidienabschnürende Basidien tragend. Weitere Erklärung der Figur im Text, S. 74. Vergr. 390. *b* Eurotium Aspergillus glaucus. *r* Ende eines Sporenträgers mit radial abstehenden Sterigmen besetzt an denen die Sporenbildung eben beginnt. *s* und *t* einzelne Sterigmen mit ihren Sporen. *n* jüngste Spore einer Kette. Vergr. 300.

1) Verticillium agaricinum und Aehnliche, Trichoderma viride etc. Vgl. Tulasne, Carpolog. III.

gliedert werden und dann in Sprosspilzform (S. 5, Fig. 3) durch wiederholte Ordnungen weitere Abgliederungen produciren. Und zwar treibt die erste Sprosszelle eine neue Sprossung aus ihrem (dem Träger abgekehrten) Scheitel, diese und jede folgende kann sich ebenso verhalten; es entsteht also eine Sprossreihe von scheitelwärts successive jüngern Gliedern. Jedes dieser kann dann unter seiner das nächstobere tragenden Scheitelfläche eine oder mehrere seitliche Sprossungen bilden, welche sammt ihrer Nachkommenschaft wiederum der ersten gleich werden. (Vgl. Fig. 34.) Je nachdem die Seitensprossungen in den successiven Ordnungen einzeln oder wirtelig zu zwei bis mehr gestellt sind, kommen Ketten verschieden reicher und verschieden gestalteter Verzweigung zu Stande. Die Glieder aller Ordnungen trennen sich schliesslich, als ebensoviele im Wesentlichen gleichartige Fortpflanzungszellen von einander. Beispiele hierfür sind die von Fresenius (Beitr.) und Riess[1]) Periconia genannten Formen mit Sprossketten welche am Ende eines fadenförmigen Trägers zu einem dichten Kopfe zusammengestellt sind, die kleinen Gonidienformen von Pleospora, Fumago- und verwandten Sphaeriaceen-Species[2]), von welchen die unter dem Namen Cladosporium herbarum, Dematium herbarum[3]), Alternaria die bekanntesten sind; die zierlichen Köpfe von Myriocephalum botryosporum[4]) u. v. a.

An diese drei Formen acrogener Abgliederungen schliesst sich noch eine minder scharf ausgezeichnete an, welche man Querzergliederung nennen kann. Sie besteht darin, dass ein Hyphen- resp. Zweigende zuerst auf eine bestimmte Länge heran-

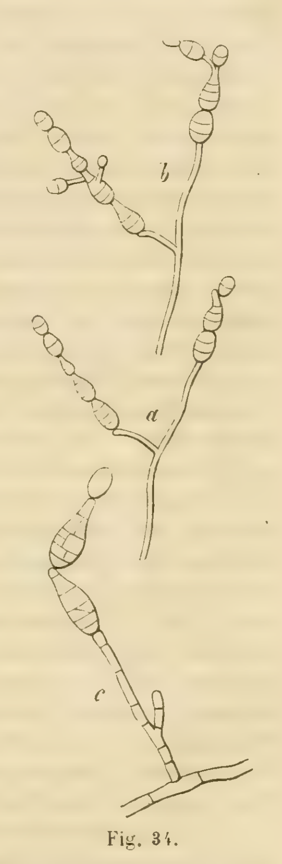


Fig. 34.

Fig. 34. Alternaria spec. *a* und b Ende eines schräg in die Luft ragenden sporenbildenden Fadens von einer Objectträger-Cultur. *a* am 4. August 12 Uhr. *b* etwa 23 Stunden später. Beide in *a* noch einfache Sporenreihen sind in *b* verästelt. Verg. ca. 145. *c* Einem Mycelfaden aufsitzender junger Sporenträger in Wasser untergetaucht, 225mal vergr. Die Membranen der zugespitzt eiförmigen Sporen sind, soweit diese Scheidewände im Innern zeigen, gelbbraun, nur an den oberen spitzen Enden farblos. Letzteres gilt auch von den jüngsten noch kleinen Sporen, den Tragfäden und dem Mycelium.

1) Bot. Zeitg. 1853.

2) Vgl. Tulasne, Carpol. II.

3) Vgl. Löw in Pringsheim's Jahrb. VI. p. 494. Penicillium cladosporioides, viride, chlorinum Fresen. Beitr. P. olivaceum Corda bezeichnen offenbar die nämliche Form. Wenn auch Tulasne's Meinung dass diese zu Pleospora herbarum gehöre, sich nicht bestätigt hat, so ist doch die Zugehörigkeit zu einer verwandten Sphaeriacee mehr als wahrscheinlich.

4) S. Fresenius Beitr. Taf. V.

wächst, dann sein Längenwachsthum sistirt, und nun durch Querwände in eine Anzahl Sporenzellen zertheilt wird.

In übersichtlichster Form tritt diese Erscheinung auf an den über das Substrat in die Luft ragenden sporenbildenden Zweigen kräftiger Exemplare von Oidium lactis[1]). Diese Zweige erhalten Cylinderform und werden viele Male länger als breit. Nach vollendeter Streckung zerfallen sie rasch durch Querwandbildung in zahlreiche cylindrische Sporen, deren Länge die Breite meist 1—2mal übertrifft. Bei kleinen Exemplaren kann sich diese quere Zergliederung über die ganze Pflanze, auch die im Substrat als Mycelium verbreiteten Zweige erstrecken. Die Querwandbildung scheint bei den kräftigen Exemplaren am freien Scheitelende zu beginnen und basipetal fortzuschreiten, doch ist dieses ebensowenig sicher entschieden wie die Frage, ob der sporenbildende Zweig zuerst aus einer Anzahl längerer Zellen besteht und diese dann durch intercalar wiederholte Zweitheilungen in die kurzen Glieder zerfallen, oder ob diese in dem bis dahin einzelligen Zweige direct abgegrenzt werden, sei es simultan, sei es basipetal-succedan. Aehnlich wie die hiermit der Untersuchung anempfohlenen Zweige des Oidium verhalten sich die simultan aus dem Scheitel kopfiger Fruchtträgerenden oder Basidien hervorgesprossten, ein doldiges Köpfchen bildenden Gonidienmutterzellen von Syncephalis und Piptocephalis[2]). Sie erhalten die Gestalt gestreckter, am Scheitel abgerundeter Cylinder und werden nach vollendetem Längswachsthum durch Querwände — sei es simultan, sei es basipetal-succedan, jedenfalls sehr rasch — in eine Mehrzahl kurz cylindrischer Sporen abgetheilt.

Diesen Fällen scheint sich, zumal nach Winter's Beobachtungen an Geminella und Ustilago Ischaemi[3]) die im § 55 näher zu besprechende Sporenbildung bei Ustilago und Geminella anzureihen. Sicher gehören hierher viele acrogen gebildete sogenannte septirte Sporen; z. B. Puccinia (Fig. 26 *t*, S. 66), Phragmidium; viele Hyphomycetenformen, deren systematische Stellung noch nicht näher bestimmt ist, Trichothecium, Arthrobotrys, Fusisporium u. s. f.; andere, die wir jetzt als Gonidienträger von Pyrenomyceten kennen, wie die Fries'schen Gruppen der Dematieen, Sporidesmieen, z. B. Helminthosporium, Cladosporium, Alternaria, Sporidesmium, Phragmotrichum, Polydesmus, Melanconium, Stilbospora, Coryneum, Exosporium, und sehr viele andere. Vgl. Fig. 21, S. 50, Fig. 34, S. 71 und § 29.

§ 17. Durch einen der beschriebenen Processe geschieht in allen Fällen die Anlegung der acrogen entstehenden Sporen. In manchen ist auch, wie schon oben mehrfach angedeutet, mit der fertigen Abgrenzung die Reife erreicht, d. h. die Fähigkeit zu normaler Weiterentwickelung und die diese anzeigende Grösse, Gestalt und Structur. So z. B. bei Corticium amorphum (Fig. 30) und wohl vielen, vielleicht allen Basidiomyceten, auch wohl bis zu gewissem Grade bei Cystopus Portulacae (Fig. 33, S. 70); bei vielen anderen

1) Fresenius, Beiträge. Brefeld, über Gährung, in Thiels Landw. Jahrb. V, 1876, Taf. II.

2) de Bary und Woronin, Beitr. II. Brefeld, Schimmelpilze, I. Van Tieghem et Le Monnier, in Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XVII, p. 370. Vgl. unten, § 43, Fig. 74.

3) Flora, 1876, Nr. 10 und 11.

kleinen und mit sehr schmalem Stielchen ansitzenden ist hierüber eine bestimmte Aussage unmöglich weil die Kleinheit der Insertionsstelle die sichere Bestimmung des Zeitpunktes der Abgrenzung durch die Querwand unausführbar macht. Andrerseits gibt es aber zahlreiche Fälle wo die durch die Querwand acrogen abgegrenzte Zelle bis zur Reife noch erhebliches Wachsthum durchzumachen und dafür vom Träger aus die nöthige Ernährung zu empfangen hat; so z. B. bei allen in den vorstehenden §§ erwähnten Uredineenformen, bei Eurotium, Penicillium etc. In einer lebhaft wachsenden succedanen Kette dieser Formen ist eine Mehrzahl der jüngeren Glieder noch unreif; die Nährstoffe, soweit sie aus den Trägern zugeführt werden, müssen die jüngsten Glieder passiren um zu älteren, höher stehenden zu gelangen.

Viele acrogene Sporen bleiben auf ihrem Träger persistent bis nach der Reife, sie werden von dem Orte ihrer Entstehung nur durch zufällig von aussen kommende mechanische Einwirkungen befreit. Z. B. die Teleutosporen von Uromyces, Puccinia, Phragmidium, die grossen Gonidien von Hypomyces und viele andere der vorhin »septirt« genannten Formen.

Die meisten werden dagegen mit der Reife von den Trägern losgelöst unter Mitwirkung innerer Ursachen, welche während des Reifungsprocesses bestimmte, die endliche Loslösung ermöglichende Veränderungen der ursprünglichen Anlage hervorbringen. Schwinden der Träger, Abschnürung und Abschleuderung sind die drei bekannten Hauptformen der Loslösung.

Die erste derselben tritt am ausgiebigsten hervor bei den Gastromyceten, wo mit der Sporenreife nicht nur die Basidien sondern meist auch das übrige Hymenialgewebe in Folge nicht näher bekannter Zersetzungsprocesse völlig aufgelöst, die Sporen also frei werden. Sie bleiben zunächst am Orte ihrer Entstehung liegen. Ihre weiteren Schicksale sind in Abth. II beschrieben. Wesentlich die nämliche Erscheinung betrifft die als Zweige der Fruchthyphen auftretenden, Gonidien bildenden Basidien von Peziza Fuckeliana (»Botrytis cinerea«). Nach Reifung der Gonidien sind sie bis auf unscheinbarste Spuren geschwunden und jene haften als lose Anhäufung an dem Orte ihrer Entstehung.

Der Vorgang der Abschnürung ist der häufigste und an Einzelformen reichste. Er besteht im allgemeinen darin, dass in der Grenze der zu trennenden Zellen eine Querzone schwindet oder erweicht, die Trennung beider hierdurch vollzogen oder leicht ermöglicht wird. Die schwindende Querzone ist entweder eine Mittellamelle der trennenden Querwand oder aber eine kleine Stielzelle, welche von der jungen Sporenanlage durch eine Querwand abgetrennt wird um dann zu schwinden, wie bei den Uredoketten von Coleosporium und Chrysomyxa und wohl sämmtlichen Aecidien. Die Veränderungen welche sich in der Trennungszone beobachten lassen bestehen bei einer Reihe von Fällen in nichts weiter als einem allmählichen, bis zum völligen Verschwinden gehenden Kleiner- zumal Schmälerwerden; bei anderen in gelatinöser Quellung und Desorganisation. Das Quellungsproduct kann in letzterem Falle persistent sein, und erfährt alsdann wohl meist noch erhebliche Vermehrung durch Gallertbildung an den Seitenwänden der Sporen; letztere bleiben

daher durch gelatinöse, »schleimige, gummiartige« Substanz an- eventuell an einander geklebt. Oder aber die Desorganisationsproducte schwinden zuletzt vollständig, so dass gänzliche Trennung zu Stande kommt. — Es liegt am nächsten anzunehmen, dass der als Schwinden bezeichnete Vorgang besteht in einer Umsetzung in lösliche Verbindungen und einer gleichzeitigen osmotischen Aufnahme, Resorption dieser in die angrenzenden Zellen. Dies besonders in den zahlreichen Fällen wo die abzuschnürende Spore während des Schwindens noch wächst, also anscheinend noch Nährstoffe aufnimmt. In manchen Fällen könnte man auch an einen Verbrennungsprocess denken. Präcise Angaben hierüber sind nach den vorliegenden Untersuchungen nicht möglich.

Eines der besten Beispiele für diese Erscheinungen sind die einfachen succedanen Gonidienreihen bei Cystopus zumal C. cubicus und dem hier speciell zu berücksichtigenden C. Portulacae, Fig. 35 *a*. Das abgerundete Scheitelstück einer Basidie (*p*) grenzt sich zur Gonidie (*n*) ab durch eine breite Querwand. Diese entsteht als der Seitenwand ansitzende Ringleiste, welche sich langsam schliesst, zu einer nach der Basidie zu convexen andrerseits entsprechend concaven Platte von beträchtlicher Dicke und dem im Gesichtsfelde des Mikroskops bläulichen Glanze gelatinöser Membranen. Nach ihrer Vollendung streckt sich der Scheitel der Basidie um eine neue Gonidie zu bilden. Das zuwachsende Stück liegt hart unter der Querplatte. Es ist (dem später abgerundeten Scheitel entsprechend) von Anfang an etwas schmäler als die Querwand und trennt diese daher so wie es sich streckt an ihrem Rande von der Seitenwand der Basidie los um sie sammt der Gonidie zu der sie gehört emporzuheben. Jede Gonidie sitzt hiernach ihrer jüngern Schwester anfangs auf mit sanft gewölbter Fläche, deren Rand frei ist, deren sehr breiter Mitteltheil aber dem Scheitel der Schwester angewachsen bleibt. Die gelatinöse Querwand, welcher diese ganze Ansatzfläche angehört, setzt sich nach oben continuirlich in die Seitenwand der Gonidie fort; während diese aber bei der ferneren Ausbildung etwas verdickt wird, erscheint auf der Innenfläche der Querwand eine Anfangs nicht deutliche Membranschichte welche sich gleichfalls in die Seitenwand fortsetzt und dieser gleiches Ansehen erhält — das definitiv dauernde Basalstück der Gonidienwand. Gleichzeitig beginnt die ursprüngliche gelatinöse Querplatte von ihrem Rande aus zu schwinden, wie wenn sie abschmölze. Schon unter der dritt- bis viertjüngsten Gonidie einer Reihe ist in der Mitte nur noch ein ganz schmales sie mit der jüngern Schwester verbindendes Zwi-

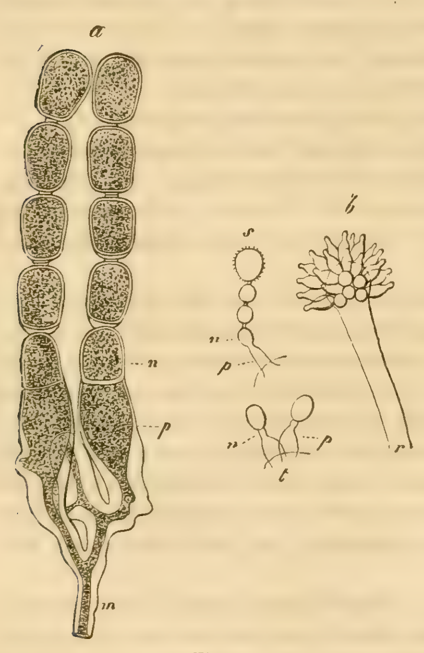


Fig. 35.

Fig. 35. *a* Cystopus Portulacae, Myceliumast *m*, zwei gonidienabschnürende Basidien tragend. Weitere Erklärung der Figur im Text. Verg. 390. *b* Eurotium Aspergillus glaucus. *r* Ende eines Sporenträgers, mit radial abstehenden Sterigmen besetzt an denen die Sporenbildung eben beginnt. *s* und *t* einzelne Sterigmen mit ihren Sporen. *n* jüngste Spore einer Kette. Vergr. 300.

schenstück vorhanden. Dasselbe hat ohngefähr die Höhe der ursprünglichen Querwand, dagegen schwindet in ihm, von unten nach oben die bläulich glänzende Substanz zu einem immer dünner werdenden der zugehörigen Gonidienwand anliegend bleibenden Plättchen. In dem Maasse als dieses geschieht wird das Zwischenstück blass, sehr schwach lichtbrechend um in diesem Zustande noch eine Zeitlang zu persistiren und schliesslich ebenfalls zu schwinden. — Dieses zarte Zwischenstück als Theil einer die ganze Gonidienkette scheidenartig überziehenden äussersten Membranschicht zu betrachten, wie ich früher that, liegt kein Grund vor. — Die einzelne Gonidie zeigt nach ihrer Abhebung von dem Träger keine auffallenden Veränderungen mehr ausser der angedeuteten und hier nicht weiter zu verfolgenden Membranverdickung.

Die meisten oben erwähnten acrogen abgegliederten Fortpflanzungszellen werden in dem bezeichneten Sinne abgeschnürt und ihre Lostrennung — auch jene der Zellen der Sprosspilze — muss durch ein dem bei Cystopus beobachteten ähnliches Schwinden einer ursprünglich vorhandenen Zwischenlamelle stattfinden. Andeutungen davon findet man bei genauerer Untersuchung fast überall, nur ist der Vorgang wegen zu geringer Grösse der Theile oft schwer ins Einzelne zu verfolgen. Recht deutlich tritt die Erscheinung, trotz der geringen Dimensionen, bei den succedanen Gonidienreihen von Eurotium und Penicillium hervor. (Fig. 35 *b* und 36.) Einige fernere Einzelheiten siehe in Zalewski's unten zu nennender Dissertation.

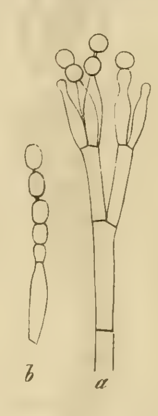


Fig. 36.

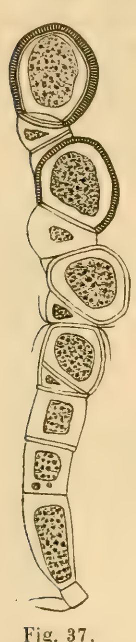
Bei einer Anzahl Formen tritt die Trennung ein in Folge der Bildung einer gelatinösen oder gummiartigen, in Wasser zerfliessenden Substanz sowohl an der Trennungsfläche selbst als auch an dem übrigen Umfang der Spore. Es ist wohl anzunehmen, dass dieselbe ebenfalls durch Veränderung einer ursprünglich nicht gelatinösen Aussenschicht der Sporenmembran entsteht; Sicherheit hierüber ist bei der Kleinheit der Objecte allerdings nicht zu erlangen. Schon bei der für die Pilzvegetation überhaupt nothwendigen Feuchtigkeit der Umgebung nimmt die zerfliessliche Substanz soviel Wasser auf dass die abgegliederte Spore leicht verschiebbar wird; durch ein Wassertröpfchen wird letztere sofort weggespült, bei Trockenheit bleibt sie angeklebt. In grösserer Zahl dicht bei einander abgegliederte Sporen werden durch ihre zusammenfliessenden Gallerthüllen zu Massen zusammengeklebt, welche in Wasser zerfliessen. Bei frei auf dem Scheitel eines oder einiger dicht genäherter Sterigmen succedan abgegliederten Sporen fliesst die gelatinöse Substanz, wenn die Entwickelung ungestört in feuchtem Raume geschieht, zu einem kugeligen Tropfen zusammen, in welchem die Sporen eingebettet liegen wie in einer Blase. Und zwar geschieht alles dieses sowohl bei reihenweiser (Gonidien von Nectria Solani[1]) als bei köpfchenweiser succedaner Abschnürung (Acrostalagmus cinnabarinus, Gonidien von Claviceps, Epichloe). — Bei reichlich innerhalb enger und mit enger Mündung versehener Behälter abgeschnürten Sporen wird durch die Gallert- oder Gummiabscheidung die Entleerung aus dem Behälter bewirkt, indem die durch Wasseraufnahme quellende Masse

Fig. 36. Penicillium glaucum. *a* junger Gonidienträger mit beginnender succedan-reihenweiser Sporenabschnürung, lebend unter Wasser getaucht. *b* einzelnes, eine Reihe Sporen tragendes Sterigma von einem ältern Träger nach Behandlung mit Alkohol und Glycerin. Vergr. 600.

1) de Bary, Kartoffelkrankheit p. 41. Reinke und Berthold, die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze, p. 39.

aus der Mündung hervortritt. Beispiele hierfür liefern zahlreiche Gonidienbehälter der Pyrenomyceten. Vgl. Abth. II.

Als Beispiel für die Trennung der Sporenketten der Uredineen durch Auflösung und Schwinden einer Stiel- oder Zwischenzelle unter jeder Spore sei die Entwickelung dieser Ketten bei dem Aecidium von Chrysomyxa Rhododendri[1]) beschrieben. Jede Kette wird succedan abgegliedert auf dem oberen Ende einer kurzen keulenförmigen Basidie, und zwar gliedert diese, durch eine ebene Querwand, zunächst eine nahezu cylindrische Sporenmutterzelle ab. Diese wird etwa anderthalbmal so lang als breit und ändert dann ihre Form derart, dass ihre eine Seite stark ausgebaucht, die entgegengesetzte nur wenig vorgewölbt wird, die ganze Zelle also unregelmässige Tonnenform erhält. Nun trennt eine plane Scheidewand, welche von der Kante zwischen basaler Querwand und ausgebauchter Seite schräg gegen das untere Drittel der flacheren Seite gerichtet ist, die Mutterzelle in zwei ungleiche Tochterzellen: eine untere, kleinere, keilförmige Stiel- oder Zwischenzelle und eine obere grössere, welche zur Spore heranwächst. Diese ist anfangs von complicirt-unregelmässiger Gestalt, deren specielle Beschreibung nach dem Gesagten und der Vergleichung von Fig. 37 unterbleiben kann. Sie nimmt beträchtlich an Grösse zu, erhält dabei ziemlich regelmässig kugelige oder ellipsoide Gestalt und umgibt sich mit einer neuen Membran von beträchtlicher Dicke und hier nicht näher zu beschreibender Structur. Gleichzeitig wächst auch die Stielzelle an Höhe sowohl wie an Breite, wobei sie an der Seite ihrer ursprünglichen Keilzuspitzung viel niedriger bleibt als an der convex werdenden gegenüberliegenden und elliptische Querschnittsform annimmt. Schliesslich schwindet die Stielzelle; ihre Membran sowohl wie die äusseren primären Membranschichten der Mutterzelle und der Querwände quellen erst gallertig auf und sind sammt dem Inhalt zuletzt völlig verschwunden, die Sporen von einander getrennt. Die Theilung in Stiel- und Sporenzelle fand ich meist in der drittjüngsten einer Basidie aufsitzenden Mutterzelle, selten erst in der viertjüngsten. Die gallertige Auflockerung der Stielzelle ist gewöhnlich schon an der zur sechstjüngsten Spore einer Kette gehörigen weit vorgeschritten. — Bei anderen Uredineenformen finden wesentlich die gleichen Erscheinungen statt, nur mit erheblichen Gestaltverschiedenheiten nach den einzelnen Species[2]).


Fig. 37.

Bei frei in die Luft ragenden fadenförmigen Trägern kommt zu den beschriebenen Erscheinungen eine andere, mechanische Einrichtung hinzu, durch welche die Lostrennung und die Ausstreuung der abgeschnürten Zellen wesentlich gefördert wird. Man kann dieselbe bei Hyphomyceten, z. B. Peronospora, Phytophthora infestans, auch den Gonidienträgern von Peziza Fuckeliana u. a. leicht beobachten. Die Hyphen dieser Pilze sind im feuchten turgescenten Zustande cylindrisch, im trocknen collabiren sie, zumal zur Zeit der

Fig. 37. Chrysomyxa Rhododendri. Basidie mit aufsitzender Sporenkette aus einer Aecidium-Frucht. Erklärung im nebenstehenden Text. Vergr. 600.

1) Vergl. Bot. Ztg. 1879, p. 803.

2) Vergl. Bot. Ztg. l. c. p. 786. de Bary, Brandpilze, p. 59. Reess, Rostpilzformen der Coniferen. Halle 1869. R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume, Taf. IV, V.

Sporenreife, zu bandförmig-platter Gestalt[1]) und drehen sich dabei um so stärker um die eigene Längsachse, je stärker die Austrocknung ist. Sie sind höchst hygroscopisch, die geringste Aenderung in dem Dunstgehalt der umgebenden Luft, wie sie z. B. durch den Hauch des Beobachters hervorgebracht wird, lässt sofort Wechsel ihrer Turgescenz und ihrer Torsionen eintreten. Durch letztere werden die Enden hin und her gequirlt und die darauf gereiften Sporen zur Seite geschleudert.

Abschleuderung acrogener Fortpflanzungszellen geschieht durch einen auch anderwärts (vgl. § 21) vorkommenden Mechanismus, welcher kurz als der Spritzmechanismus bezeichnet werden mag. Die abzuschleudernde Zelle, Spore oder Sporenmutterzelle (in Kürze sei hier nur Spore gesagt) wird durch eine Querwand einzeln abgegliedert auf dem Scheitel einer schlauchförmigen, oft relativ grossen Trägerzelle, Basidie, oder einem Sterigma. Jene bleibt nach der Abgliederung von dem intacten Plasmaschlauche ausgekleidet und in Folge andauernder Wasseraufnahme in zunehmendem Maasse turgescent. Ihre Membran ist in hohem Grade dehnbar und elastisch; ihre Dehnung steigt mit der Wasseraufnahme unter zunehmender Spannung. Ihre Cohäsion ist aber dicht unter der Querwand ringsum geringer als in dem übrigen Umfang; hat die Turgorspannung einen bestimmten Grad erreicht, so wird der Widerstand jener minder cohärenten Ringzone — der Rissstelle — überwunden, die Wand reisst hier ringsum durch, in demselben Augenblick ist der Turgordruck aufgehoben und die elastische Wand schnurrt zusammen, zumal in Richtung der Querdurchmesser. Folge davon ist, dass ebenfalls in demselben Augenblick ein grosser Theil der Inhaltsflüssigkeit mit Gewalt aus der Rissöffnung hervorgespritzt wird, und, da er genau auf die Querwand trifft, die dieser aufsitzende Spore mit sich fortschleudert. — Die entleerte Basidie collabirt und geht zu Grunde. —

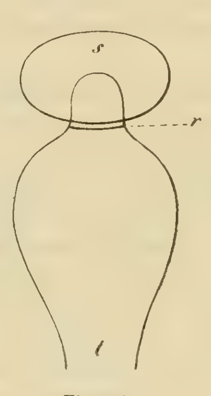


Fig. 38.

Am vollständigsten ist dieser Process der Abschleuderung zu verfolgen bei den acrogen abgegliederten Sporenmutterzellen von Pilobolus crystallinus und seinen nächsten Gattungsverwandten, von welchen in späteren Abschnitten die Rede sein wird (Fig. 38). Er findet ferner, wie Brefeld[2]) gezeigt hat, statt an den einsporigen Basidien von Empusa- und Entomophthora-Arten. Die reifen Sporen derselben werden bis 2—3 cm weit weggeschleudert und durch die ausgespritzten Protoplasmareste an die von ihnen getroffenen Körper an-

Fig. 38. Pilobolus Oedipus Mont. Schematischer Längsdurchschnitt. *t* oberes Ende der Trägerzelle. *s* die abzuwerfende Zelle; die Querwand durch welche sie unten begrenzt wird ist convex ins Innere gewölbt. *r* die ringförmige Rissstelle.

---

1) Vergl. z. B. Fresenius, Beitr. Taf. II.

2) Botan. Zeitg. 1870, p. 161 ff. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. XII, 1, 1871.

geklebt. — Durch den nämlichen Mechanismus werden, nach Brefeld[1]), die reifen Sporen der Coprini, speciell des C. stercorarius von den Basidien abgeschleudert. Sie sitzen, ähnlich wie es Fig. 30, S. 68 für andere Hymenomyceten darstellt auf den Enden sehr dünner, zu vier von dem Scheitel einer Basidie entspringender Sterigmen. Die Abwerfung geschieht für alle vier zu einer Basidie gehörigen Sporen gleichzeitig; ist sie erfolgt, so zeigt ein hervortretendes Flüssigkeitströpfchen dass die Spitze des Sterigma offen ist und man sieht dass jeder niederfallenden Spore gleichfalls eine kleine Menge Flüssigkeit anhaftet. Sowohl die Aehnlichkeit der Basidien und der Sporenbildung bei allen Hymenomyceten als auch anderweitige beobachtete Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass der Abschleuderungsprocess bei dieser Pilzgruppe weit verbreitet, vielleicht überall vorkommt; doch fehlt es noch an ausgedehnteren Untersuchungen hierüber.

Jene anderweitigen Thatsachen sind folgende. Wie längst bekannt, wird das nach oben gekehrte Hymenium eines Hymenomyceten allmählich von freien Sporen bestäubt, und wenn es nach unten gekehrt ist fallen die Sporen von ihm in Menge ab. Ihr Fall erfolgt theilweise in genau senkrechter Richtung, wie aus der bekannten Thatsache hervorgeht, dass auf einem unter dem frei stehenden Hymenium eines Agaricus befindlichen Blatt Papier die abgefallene Sporenmasse eine radiale Streifung zeigt, welche dem radialen Verlaufe der Lamellen des Agaricus genau entspricht.

Diese Erscheinungen für sich allein könnten bei einfacher Abschnürung, wie sie in § 16 beschrieben wurde erfolgen. Sie schliessen jedoch auch die Annahme einer mit schwacher Kraft erfolgenden Abschleuderung nicht aus, wie auch Brefeld (l. c. p. 132) schon andeutet. Andererseits findet aber bei den in Rede stehenden Pilzen auch eine Dispersion der Sporen in anderer Richtung als der des freien Falles statt. Wie schon Bulliard[2]) angibt und Hoffmann und de Seynes neuerdings bestätigt haben, fallen von einem nach unten gekehrten Agaricushymenium viele Sproren weit über die dem Hutrande entsprechende Linie hinaus nach aussen. Hoffmann sah von Polyporus destructor in schwach bewegter Luft ganze weisse Wolken von Sporen rauchartig aufsteigen, »in vollständig abgeschlossener und völlig ruhender Luft gelangte dagegen keine Spore auf eine Glasplatte, welche nur $^3/_4$ Zoll über dem Pilze schwebte, während auf einer $2^1/_2$ Zoll unterhalb des Pilzes befindlichen Glastafel die Sporen über das Sechsfache des Pilzumfanges fast gleichmässig bis an den Rand bedeckten.« Andere Hymenomyceten verhielten sich im Wesentlichen ebenso. Diese Beobachtungen deuten auf Abschleuderung hin, allerdings ohne dieselbe mit Nothwendigkeit zu postuliren, denn die beschriebenen Erscheinungen könnten möglicherweise auch durch Torsionsbewegungen der Sterigmen verursacht sein, ähnlich wie die oben S. 77 besprochenen.

Schliesslich möge hier hinzugefügt werden, dass wohl auch die Sporenabschleuderung bei Leitgeb's Completoria[3]) nach dem beschriebenen Spritzmechanismus erfolgen dürfte. Die Erklärung welche Leitgeb für dieselbe gibt ist mir unverständlich geblieben.

§ 18. 3. Endogene Sporenbildung. Viele Sporen werden gebildet im Innern der Mutterzellen, deren Wand bis zur Reife als Behälter der Sporen, Sporangium persistirt.

Die Sporangien sind meist acrogene, auf ihrem Träger persistirende oder (Cystopus u. a. Peronosporeen) von ihm abgeschnürte Zellen, seltener intercalar entstanden. Die Sporenbildung in ihnen erfolgt durch Theilung ohne Scheide-

1) Schimmelpilze III, p. 65.
2) Champ. de France I, p. 51.
3) Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 84, Juli 1881.

wandbildung nach zwei Haupt-Typen: 1. mit Hinterlassung von mindestens einem ungetheilten protoplasmatischen Wandbeleg im Sporangium und 2. ohne rückbleibenden Wandbeleg. Letzteres ist der Fall bei den im Einzelnen sehr mannichfaltigen Sporangien der Phycomyceten, den andern Typus repräsentiren die Asci.

a. In den Sporangien der Phycomyceten wird das ganze, entweder um eine Vacuole wandständige oder den Zellraum ausfüllende Protoplasma getheilt. Die Zahl der aus der Theilung direct hervorgehenden Sporen ist (vielleicht mit Ausnahme von Tetrachytrium?[1])) für keine Species eine nach ganz fester Regel bestimmte, oft (Mucor, Pilobolus, grosse Saprolegnieen) eine sehr hohe. Die Theilung kommt gewöhnlich als eine simultane zur Beobachtung; doch fand Büsgen in günstigen Fällen (Leptomitus lacteus, Mucor) sehr rasch durchlaufene Zweitheilungen in bis zur definitiven Sporenbildung successive kleinere Portionen. Bei der definitiven Theilung sieht man die künftigen Grenzflächen zuerst durch Körnerplatten bezeichnet, und an Stelle dieser, wohl aus Verschmelzung der Körner hervorgegangen, alsbald homogene, schmale und zarte später oft breiter werdende Trennungsschichten auftreten, welche meist gelatinös-weich bleiben, nur bei Dictyuchus-Formen vielleicht direct zu Celluloseplatten werden. Bei den Mucorinen, Dictyuchus clavatus umgeben sich dann die zwischen den Trennungsschichten eingeschlossenen Sporen sofort mit einer festen Cellulosemembran, bei den übrigen tritt eine distincte Membran erst nach dem Austritt der Spore aus dem Sporangium auf. Auffallendere Abweichung von dem angegebenen Schema zeigen die Anfangsstadien der Theilung bei Aphanomyces. In keinem der in Rede stehenden Fälle findet innerhalb des Sporangiums ein Wachsthum der einmal gesonderten Spore statt.

Die Theilungserscheinungen sind am vollständigsten direct zu verfolgen bei den Sporangien der (wasserbewohnenden) grösseren Saprolegnieen, z. B. Saprolegnia, Achlya, Leptomitus lacteus. Das Sporangium wird als grosse keulenförmige Zelle durch eine Querwand von dem einzellig-schlauchförmigen Träger abgegrenzt. Es ist von grobkörnigem Protoplasma dicht, oder mit Ausnahme einer grösseren axilen Vacuole erfüllt. Kurz vor der Theilung ist dieses Protoplasma überall homogen-feinkörnig geworden und von in weiten Abständen zerstreuten kleinen wechselnden Vacuolen durchsetzt. Dann wird es plötzlich durch körnige Platten, welche in der Profilansicht als Körnchenreihen erscheinen, in zahlreiche polyedrische, resp. polygonale Portionen getheilt, die künftigen Sporen, bei Leptomitus, wie oben erwähnt durch rasch durchlaufene successive Zweitheilungen. Die Trennung tritt bald schärfer hervor, indem die bisher körnigen Trennungsstreifen homogen werden, anfangs wie zarte helle Linien erscheinend, allmählich, unter Abrundung der Sporen, breiter werdend. Hiermit ist die Sonderung der Sporen im vorliegenden Falle beendigt; die augenscheinlich aus anfangs vorhandenen Körnchen entstandene Substanz der Trennungsplatten bleibt homogen, weich, quellbar. In dem eben abgegrenzten Sporangium ist, wie Fr. Schmitz[2]) zuerst fand, durch färbende Reagentien eine Mehrzahl von Zellkernen und in der Folge eine Theilung derselben nachweisbar; die Sporen erhalten je einen Kern, welcher, wie bei Leptomitus direct beobachtet, aus der Theilung der ursprünglichen hervorgegangen ist. — Diesen direct zur Sporenbildung führenden Processen gehen aber andere, vorläufige Sonderungen (für welche das Ver-

---

1) Sorokin, Botan. Zeitung. Vgl. unten, § 52.
2) Sitzgsber. d. Niederrhein. Gesellsch. 4. Aug. 1879.

halten der Kerne nicht sicher ermittelt werden konnte) voraus. Das grobkörnige Protoplasma des Sporangiums wird nämlich zuerst in Portionen getheilt, welche nach Zahl, Stellung und Grösse den künftigen Sporen ähnlich sind, und zwar erfolgt die Theilung durch Trennungsplatten welche zuerst körnige Beschaffenheit haben, dann zu breiten hyalinen Streifen werden. Diese verschwinden dann wieder, das gesammte Protoplasma nimmt die zuerst beschriebene gleichmässig feinkörnige Beschaffenheit an, um dann sofort zu der definitiven Theilung zu schreiten. — Unter sonst gleichen oder sehr ähnlichen Erscheinungen (insbesondere auch der transitorischen vorläufigen Sonderung) treten bei Dictyuchus monosporus an Stelle der definitiven Trennungsplatten feste Cellulosemembranen, aus welchen die Sporen später ausschlüpfen. Bei D. clavatus wird jede Spore mit einer Cellulosemembran umgeben, von ihren Nachbarinnen aber getrennt durch eine dünne Schicht in Wasser sehr weich gelatinöser hyaliner Substanz. Letztere muss von den Trennungsplatten herstammen; in wieweit auch die Cellulosemembranen der Sporen aus einer Differenzirung jener Platten hervorgehen oder aber besondere, später hinzukommende Absonderungsproducte der einzelnen Sporen sind bleibt fraglich.

Bei den (nicht wasserbewohnenden) Mucorinen mit endogener Sporenbildung (Mucor, Pilobolus etc.) können die Vorgänge der Theilung nicht direct unter dem Mikroskop in ihrem ganzen Verlaufe verfolgt werden; was man aber von ihnen am getödteten Material sehen kann, hat so grosse Aehnlichkeit mit den definitiven Theilungsstadien der beschriebenen Saprolegnieen, zumal des Dictyuchus clavatus, dass ein ganz ähnlicher Theilungsvorgang anzunehmen ist. Anfangs sind die Sporen als polyedrische Körper durch sehr schmale Trennungsstreifen von einander abgegrenzt; später ist jede gerundet, umgeben von ihrer besondern Cellulosemembran wie bei D. clavatus und wird von den anderen getrennt durch eine Schicht gelatinöser, in Wasser quellbarer Substanz. Bei manchen Mucor-Arten (M. plasmaticus van Tieghem) ist solche quellbare Zwischensubstanz besonders reichlich vorhanden[1]; sie nimmt in dem intacten Sporangium sogar einen grösseren Raum ein als die Sporen und ist fein körnig. Ob in solchen Fällen ihre gesammte Masse von den Trennungsplatten herstammt kann bezweifelt werden; es wäre möglich dass sie schon vor der Theilung aus dem sporenbildenden Protoplasma ausgeschieden würde oder auch theilweise aus der Sporangiummembran hervorginge (vgl. unten, § 20). Bestimmte Entscheidung hierüber gestatten die vorliegenden Untersuchungen nicht. — Vorläufige Sonderungen sind bei Mucor nicht sicher beobachtet. —

Uebrigens gilt auch das beschriebene Schema nicht für alle untersuchten Saprolegnieen, und von den verwandten Peronosporeen nur für Phytophthora. Nur in dem schliesslichen Auftreten der hyalinen, quellbaren Trennungsplatten besteht allgemeine Uebereinstimmung. Das nämliche gilt für die Chytridieen, von welchen einige auch hierher gehörende Details im § 46 beschrieben werden sollen.

Von allen verwandten Formen weicht am meisten ab die Saprolegnieengattung Aphanomyces. In den dünnen, cylindrisch fadenförmigen Sporangien derselben liegen die Sporen in Form abgerundeter, etwa 3mal so langer als breiter Cylinder in einfacher Reihe hintereinander. Ihre Bildung beginnt damit, dass das wandständige anfänglich gleichförmig vertheilte körnige Protoplasma, immer wandständig bleibend, sich sammelt in dichte Quergürtel, welche 3—4mal so lang als breit sind, und welche durch kürzere hyaline Querzonen getrennt werden. In diesen bleibt der Membran nur eine sehr dünne, fast völlig homogene wandständige Plasmaschicht anliegend. Nachdem nun in den dichten Gürteln die anfangs in gröbere unregelmässige Streifchen vertheilte Körnermasse gleichförmige Vertheilung erhalten hat, erfolgt in der Mitte einer jeden hyalinen Querzone eine ringförmige Einschnürung der wandständigen Schicht, welche in centripetaler Richtung fortschreitet bis zur Durchtrennung in zwei, in die entsprechenden dichten Zonen überfliessende Hälften. Letztere sind hiermit zu den Sporen geworden und durch hyaline (wahrscheinlich von wenig dichter quellbarer Substanz erfüllte) Interstitien getrennt. Das Verhalten etwaiger Zellkerne bei diesem Vorgang ist nicht untersucht. Weitere Details über diese Vorgänge sind in Büsgen's unten zu citirender Dissertation zu finden.

---

1) Vgl. Brefeld, Schimmelpilze I, 16, IV.

§ 19. *b.* Die Asci (Sporenschläuche, thecae) stehen fast immer terminal und einzeln auf Hyphenzweigen, in der Mehrzahl der Fälle zu mehreren bis vielen dicht bei einander, meistens sogar in sehr grosser Menge zwischen Haaren (Paraphysen, s. § 12) ohngefähr parallel gestellt zu Hymenien vereinigt, welche bei den Discomyceten offene oberflächliche Schichten an dem Fruchtkörper darstellen, bei den Pyrenomyceten in geschlossenen oder mit einer engen Mündung versehenen Behältern (Perithecien) eingeschlossen sind. Vgl. §§ 59—62, wo auch die Ausnahmen von der kurz hervorgehobenen Regel Besprechung finden.

Die Entstehung der Asci ist von jener anderer Ast- oder Endzellen von Hyphenzweigen nicht wesentlich verschieden. Sie erhalten in den meisten Fällen keulenförmige, seltener (z. B. Tuber, Elaphomyces, Erysiphe, Eurotium u. a.) breit ovale oder gestielt kugelige Gestalt und zwar wachsen sie nach ihrer Anlegung ohne Unterbrechung zu derselben und auf ihre definitive Grösse heran um alsdann meist unverzüglich die Sporenbildung zu beginnen. Nur bei manchen Erysiphe-Arten geht dieser ein längerer Ruhezustand voraus; bei manchen im Frühling sporenbildenden Formen, wie Rhytisma und ähnlichen nehmen möglicher Weise schon junge, unerwachsene Asci an der Winterruhe Theil, doch ist dieses nicht direct nachgewiesen.

In der bei weitem überwiegenden Mehrzahl der Fälle werden in einem Ascus acht Sporenanlagen simultan gebildet. Die hierbei stattfindenden Vorgänge wurden von mir 1863 [1]) an einigen Peziza-, Helvella-, Morchella-Arten, von Strasburger neuerdings [2]) an Anaptychia ciliaris und von Fr. Schmitz [3]) an Arten genannter Genera, Ascobolus, Chaetomium, Exoascus eingehend untersucht, mit folgenden Resultaten.

Bei einer Anzahl von Pezizen (P. confluens P. [Fig. 39], P. pitya P.) ist der jugendliche Ascus mit feinkörnigem, einzelne Vacuolen umschliessendem Protoplasma erfüllt, in dessen Mitte, sobald der Schlauch etwa ein Drittel seiner definitiven Länge erreicht hat, ein Zellkern deutlich wird, in Form eines hellen, kugeligen Körpers, in welchem ein centraler, kleinerer, stark lichtbrechender liegt. Ob man den gesammten Körper als Kern und den inneren kleinen alsdann als Nucleolus zu bezeichnen hat, oder ob letzterer allein den eigentlichen Zellkern darstellt, ist noch näher zu untersuchen.

Mit dem ferneren Wachsthum des Schlauches rückt das Protoplasma in das obere Ende desselben ein; in dem unteren, bis Dreiviertel der ganzen Länge betragenden Theile bleibt nur mehr wässerige Flüssigkeit und ein dünner, die Wand überziehender Protoplasmabeleg. Hat der Ascus sein Längenwachsthum vollendet, so wird der Anfang der Sporenbildung dadurch angezeigt, dass an der Stelle des ursprünglichen Zellkerns zwei kleinere auftreten. In einem ferneren Stadium findet man vier, dann acht Kerne, immer von der gleichen Structur, aber um so kleiner je höher ihre Zahl ist. Nach der Anordnung der Kerne und Strasburger's Beobachtungen an Anaptychia kann

1) Die Fruchtentwickelung der Ascomyceten, p. 34.
2) Bot. Zeitg. 1879, p. 272. — Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl. p. 49 ff.
3) Vgl. oben, p. 17.

kein Zweifel sein, dass sie durch successive Zweitheilung aus dem primären hervorgehen. Die acht Kerne letzter Ordnung gruppiren sich in ziemlich gleiche Entfernung von einander; endlich ist jeder derselben von einer runden Portion Protoplasma umgeben, welche von dem übrigen durch grössere Durchsichtigkeit ausgezeichnet und durch eine sehr zarte Linie abgegrenzt ist. Diese Protoplasmaportionen sind die Anfänge der Sporen, sie entstehen alle gleichzeitig, erhalten bald feste Membranen und wachsen, im Innern des Ascus zu einer Längsreihe geordnet, etwa aufs Doppelte ihrer ursprünglichen Grösse heran. Das Protoplasma, welches sie zuerst umgibt, verschwindet während ihres Heranwachsens bei Pez. pitya rasch; es wird hier immer gleich dem in den Sporen enthaltenen durch Jod gelb gefärbt. Bei P. confluens zeigt das Protoplasma des Ascus vor der Sporenbildung die gleiche Jodreaction, und das



Fig. 39.

nämliche gilt jederzeit von dem in den Sporen. Dagegen nimmt nach Entstehung letzterer das Protoplasma die Eigenschaften einer Substanz an, für welche ich den Namen Epiplasma vorgeschlagen habe und welche sich von dem gewöhnlichen Protoplasma durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen, eigenthümlich homogen-glänzendes Aussehen und besonders durch die rothbraune oder violettbraune Farbe auszeichnet, welche sie bei Einwirkung selbst

Fig. 39. Peziza (Pyronema) confluens P. *a* Kleines Fragment des Hymeniums, *p* Paraphyse; sie haftet nur an den Hyphenzweigen, von welchen drei Asci entspringen, ohne selbst diesen Ursprung zu haben. *r—w* erwachsene Asci, Entwickelungsfolge nach den Buchstaben; in *r—u* Vermehrung der Zellkerne, in *v* Sporen angelegt, in *w* Sporen reif. *m* junge Asci. Vergr. 390.

sehr verdünnter Jodlösung annimmt. Errera[1]) hat neuerdings gezeigt, dass diese Jodreaction ihre Ursache darin hat, dass jenes Epiplasma eine relativ grosse Menge Glycogen, eingelagert in eine protoplasmatische oder eiweissartige Grundmasse enthält. Der Name Glycogenmasse oder kurz Glycogen ist daher dem andern wohl zu substituiren.

Bei einer Anzahl anderer mit grossen Ascis versehener Arten [Peziza convexula, Acetabulum[2]), melaena, Helvella esculenta, elastica, Morchella esculenta] tritt schon vor der Sporenbildung eine Sonderung des zuerst gleichförmigen Schlauchinhalts in Protoplasma und Glycogenmasse ein. Jenes sammelt sich zu einer in der Mitte des Schlauches liegenden Querzone (Pez. convexula) oder, in den meisten Fällen, zu einer das obere Drittel oder Viertel des Ascus füllenden Masse an; der übrige, zumal der untere Raum enthält nur Glycogenmasse, welche meist von zahlreichen Vacuolen verschiedener Grösse und Anordnung durchbrochen ist. Manchmal (Morchella, Pez. Acetabulum) wird auch das oberste Ende des Ascus, über dem Protoplasma, von einer Glycogenschichte eingenommen, jenes füllt eine scharf umschriebene Höhlung in dem Glycogen aus. Der Zellkern liegt immer in dem Protoplasma, central oder etwas excentrisch, die Sporenbildung findet gleichfalls in diesem Theile statt, und zwar gleichfalls im Wesentlichen auf die oben beschriebene Weise. Die jung angelegten Sporen stehen bei Pez. convexula, Morchella esculenta in Berührung miteinander. Nur sind bei den genannten Arten meist bloss der primäre und dann die acht Kerne vierter Ordnung, um welche die Sporenbildung unmittelbar erfolgt, gefunden worden, andere Theilungsstadien nur bei P. convexula. Die vorliegenden Daten und die anderweit bekannten Erscheinungen der Kernbildung und Kerntheilung nöthigen jedoch zu der Annahme, dass die Vorgänge in dem achtsporigen Ascus überall wesentlich die gleichen, und die successiven Stadien der Kerntheilung theils wegen ihres raschen Verlaufs, theils wegen anderer Beobachtungsschwierigkeiten bisher nur übersehen worden sind.

Zahlreiche vereinzelte Beobachtungen haben zunächst für eine ziemliche Anzahl von Discomyceten mit acht simultan entwickelten Sporen in einem Ascus das Vorhandensein des primären Zellkerns vor der Sporenbildung, das Auftreten der jungen Sporen in der oben beschriebenen Weise, und je nach den Arten das Stattfinden oder Unterbleiben einer Sonderung von Glycogenmasse und Protoplasma nachgewiesen. Es ist daher nicht zu bezweifeln, dass der oben beschriebene Entwickelungsgang bei der genannten Ordnung (Peziza, Phacidium, Ascobolus, Leotia, Geoglossum) eine sehr allgemeine Verbreitung hat. Seine genaue Verfolgung wird häufig auch bei grossen Ascis (Leotia lubrica, Geoglossum hirsutum, Helvella u. s. w.) dadurch erschwert, dass zahlreiche Oeltropfen das Protoplasma des jungen Schlauches und der Sporen undurchsichtig machen. In anderen sehr zahlreichen Fällen lässt die Kleinheit der Asci und Sporen eine genaue Verfolgung des Vorganges nicht oder nur schwer zu; doch findet man auch hier bei einiger Aufmerksamkeit leicht den primären Kern, das simultane Erscheinen der acht Sporen als zartumschriebene Protoplasmaportionen, und manchmal (Sclerotinia sp.) in jeder derselben einen Zellkern. Der primäre Kern erscheint bei den kleinen Ascis (z. B. Pez.

---

1) Vergl. oben, S. 6.

2) Die in meiner Schrift über die Ascomyceten als Pez. sulcata? bezeichnete Form gehört zu P. Acetabulum.

tuberosa, Sclerotiorum, calycina, Phacidium Pinastri) und auch bei manchen grösseren, wie Lecidella enteroleuca, Pertusaria lejoplaca, Lecanora pallida, Sphaerophoron coralloides als ein stark lichtbrechender, rundlicher, homogener oder in der Mitte hellerer und gleichsam ausgehöhlter Körper; der helle, durchscheinende, kugelige Raum in seinem Umkreise ist nicht oder nicht immer (Pez. Fuckeliana) zu beobachten.

In den Schläuchen der Pyrenomyceten mit acht simultan entstehenden Sporen ist die Beobachtung der Sporenbildung weit schwieriger, als bei den Discomyceten, theils wegen der Kleinheit und Zartheit der Organe, theils wegen der in dem Protoplasma meist zahlreich vorhandenen Fetttröpfchen. Doch zeigt aufmerksame Beobachtung, dass die ganz jungen Sporen hier in derselben Weise auftreten, wie oben beschrieben wurde. Ein Zellkern ist in denselben nur selten beobachtet worden (Sordaria fimiseda, Fig. 52, S. 112). Aeltere Autoren haben öfters Fetttropfen als solchen angegeben. Der primäre Kern ist dagegen vor der Sporenbildnng in vielen Fällen deutlich vorhanden. Er hat die Beschaffenheit, welche soeben für Pez. calycina und tuberosa beschrieben worden ist und liegt stets an der gleichen Stelle, etwas über der Mitte des Ascus; so bei Xylaria polymorpha, Nectria, Sphaeria obducens, Cucurbitaria Laburni, Pleospora herbarum, Sordaria fimiseda deNot. u. a. Der Inhalt der Pyrenomycetenschläuche zeigt in den meisten untersuchten Fällen nur die gelbe Jodfärbung des Protoplasma; bei Sphaeria obducens tritt jedoch mit oder schon vor der Sporenbildung, bei Pleospora herbarum, Sordaria fimiseda, Sphaeria Scirpi jedenfalls nachher, exquisite Glycogenreaction ein. Alle diese Thatsachen lassen kaum einen Zweifel daran, dass die Entwickelung der achtsporigen Asci bei den Pyrenomyceten mit den Discomyceten im Wesentlichen übereinstimmt und dass fernere Beobachtungen hierfür den bestimmten Nachweis liefern werden.

Die achtsporigen Schläuche von Podosphaera Castagnei zeigen in der Jugend einen grossen Zellkern; in einem späteren Stadium ist dieser verschwunden; die simultan auftretenden Sporen haben sehr deutliche centrale Kerne und sind einer glänzenden Glycogenmasse eingebettet.

Auch bei Exoascus Pruni fand Fr. Schmitz in den Schläuchen und den Sporen Zellkerne; im Uebrigen schliesst sich die Sporenentwickelung dieses Pilzes vollkommen den Discomyceten an. (Vgl. § 76.)

Die Zahl der in den typisch achtsporigen Schläuchen angelegten Sporen ist höchst beständig, Ueberschreitungen derselben, wie z. B. neun Sporen in Cryptospora Tul., Exoascus, und dreizehn normal entwickelte in einem einzelnen Schlauche von Peziza melaena, verhältnissmässig selten. Häufiger kommt, zumal bei Pyrenomyceten und Lichenenpilzen, nach Boudier auch bei Ascobolus der Fall vor, dass von den acht angelegten Sporen einzelne unentwickelt bleiben; die Fälle, in welchen man weniger als acht Sporen bei typisch achtsporigen Arten findet, mögen wohl meistens hierin ihren Grund haben. Der Abort einzelner Sporen gehört übrigens fast immer zu den sogenannten zufälligen Erscheinungen.

Regelmässig scheint er, nach Tulasne's Beschreibung[1]) nur bei Collema cheileum vorzukommen, indem hier der reife Ascus immer (?) neben ausgebildeten Sporen verkümmerte enthält, welche oft unregelmässig miteinander oder mit den ausgebildeten verklebt sind.

Manche Ascomyceten bilden in ihren Ascis typisch nicht acht Sporen, sondern weniger oder mehr; z. B. eine bis zwei (Umbilicaria, Megalospora Mass.); zwei (Erysiphe guttata, Pertusaria spec., Endocarpon pusillum); vier (Erysiphe spec., Aglaospora profusa); 16 (Ascobolus sexdecimsporus Crouan, Ann. sc. nat. 1858, Hypocrea rufa P., gelatinosa Tode, citrina Tode, lenta Tode u. a. nach Currey, Linn. Transactions, Vol. 22); 40, 50 und mehr (z. B. Diatrype quercina, verrucaeformis, Calosphaeria verrucosa Tul., Tympanis conspersa Fr., saligna Tode; die Massalongo'schen Genera Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne

1) Mém. sur les Lichens. Vgl. die Litteraturangaben hinter § 74.

mit über 100 Sporen; die Gattung Sordaria[1]) weist, neben der achtsporigen Mehrheit, Species mit 4, 16—64 und 128-sporigen Schläuchen auf. Bei manchen Arten kommen ferner Schwankungen vor, zwischen 2 und 4 (Dothidea Sambuci Fr.), 4 und 6 (Erysiphe spec., Pertusaria spec.), 4 und 8 (Sord. fimiseda), 16—64 (S. pleiospora), u. a. m., oder selbst 1—6 (Tuber) und 1—8 (Elaphomyces). Sieht man zunächst von den beiden letztgenannten Genera ab, so ist zwar die Entwickelungsgeschichte der in Rede stehenden Asci nicht so genau wie die der typisch achtsporigen studirt, allein was man von ihr und den Sporen selbst kennt, insonderheit das simultane Auftreten letzterer, stimmt mit jener überein. Die nächsten Gattungsverwandten genannter Arten haben vielfach (Erysiphe, Diatrype, Aglaospora, Calosphaeria) typisch achtsporige Asci, und bei Sordaria-Arten, Valsa ambiens, salicina, nivea kommen sogar sowohl vier- als achtsporige, theils durcheinander theils in gesonderten Behältern vor. Nach allen diesen Daten darf wohl angenommen werden, dass sich die Sporenbildung der in Rede stehenden Fälle von den achtsporigen in nichts als der Zahl der Kerntheilungen und Sporenanlagen unterscheidet. Ob bei niedern Ziffern vielleicht typischer Abort einer Anzahl ursprünglich angelegter Sporen in einzelnen Fällen hinzukommt bleibt zu untersuchen. Auch die Sporenbildung von Tuber — und wohl unzweifelhaft den übrigen Tuberaceen — und von Elaphomyces ist von jener der typisch achtsporigen Asci weit weniger verschieden, als meine alten mit unvollkommenen Hülfsmitteln angestellten Untersuchungen zu ergeben schienen. Auch hier findet simultane Entstehung der Sporen und Kerne statt. Die Ungleichheit in der Zahl der Sporen hat theils in Ungleichheiten der Anzahl der ursprünglichen Anlagen (resp. Kerntheilungen) ihren Grund, theils in der hier sehr häufigen ungleichmässigen Ausbildung und dem theilweisen Zugrundegehen der Anlage nach vorhandener Sporen.

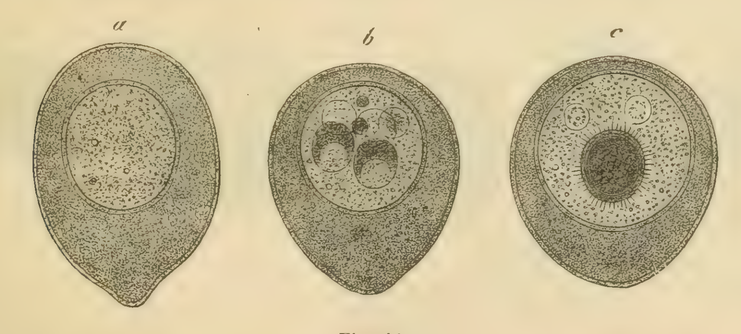


Fig. 40.

In dem erwachsenen, gestielt kugeligen Ascus von **Tuber** aestivum, melanosporum, brumale und Verw. (Fig. 40) hat sich das vorher unregelmässig körnige und von Vacuolen

Fig. 40. Tuber brumale Vitt. Erwachsene Asci, frei im Wasser liegend, 390mal vergr. *a* Protoplasmaraum vom Glycogenbeleg gesondert. *b* sechs junge Sporen in ersterem sichtbar. *c* Ebendaselbst eine halbreife und zwei ganz klein gebliebene Sporen zu erkennen.

1) G. Winter, Die deutschen Sordarien, Halle 1873.

durchsetzte Protoplasmagemenge gesondert in eine dicke, wandständige, stark lichtbrechende Schicht von durch Jod braunroth werdendem Glycogen und einen in diesem excentrisch liegenden kugeligen Hohlraum, welcher von fein körnigem schwach lichtbrechendem, durch Jod gelb werdendem Protoplasma erfüllt ist. Die Grenzschicht des Glycogenbeleges gegen diesen ist sehr dicht und oft so scharf doppelt contourirt, dass sie von älteren Autoren für die Membran einer besonderen Zelle gehalten werden konnte. Die Sporenbildung erfolgt in dem Protoplasmaraum. Von Dr. Errera ausgeführte Untersuchungen haben gezeigt, wie in diesem erst ein — schon in dem jüngern Ascus nachweisbarer — Zellkern vorhanden ist, aus welchem durch successive Theilungen gewöhnlich 4—6 Kerne hervorgehen; um diese entstehen dann simultan ebensoviele, in Contiguität stehende Sporenanlagen als sehr zarte kleine Zellen. Mit dem nun beginnenden Wachsthum rücken dieselben auseinander und entwickeln sich gewöhnlich ungleichmässig, so dass die einen von den andern überholt werden, manche auf sehr früher Entwickelungsstufe stehen bleiben um ganz zu Grunde zu gehen. Daher das häufige Vorkommen ganz zarter Sporenanfänge neben weit vorgeschrittenen, welches mich früher zu der Annahme succedaner Entstehung derselben veranlasste; und die ungleiche, zwischen 1, 4 und 6 schwankende Zahl der reifen Sporen in dem Ascus. Die in Fig. 40 reproducirten alten Bilder mögen vorläufig zur Erläuterung der Gestaltverhältnisse hier genügen.

Die Asci von **Elaphomyces** granulatus sind denen von Tuber ähnlich gestaltet, sie enthalten vor Anlegung der Sporen sehr durchsichtiges, um eine oder mehrere Vacuolen eine dünne wandständige Schicht bildendes, durch Jod gelb werdendes Protoplasma, nie Glycogen. In dem etwa halb erwachsenen Ascus fand ich in dem untern Drittel, da wo die starke Verbreiterung beginnt, einen kleinen, aber scharf hervortretenden Kern von dem für Peziza confluens beschriebenen Bau; in dem erwachsenen Ascus konnte ich ihn nicht sehen; dagegen enthalten die jungen Anlagen der Sporen wiederum je einen deutlichen Kern. Dieselben bilden, miteinander in Contiguität, eine kleine, den Scheitel oder ein Stück einer Seite des Ascus einnehmende Gruppe von meist sechs zarten runden Zellchen und sind in der ersten Jugend einander gleich, also wohl simultan entstanden. Später treten auch hier grosse Ungleichheiten in der Entwickelung ein; reife Asci enthalten 1—8, meist 6 Sporen.

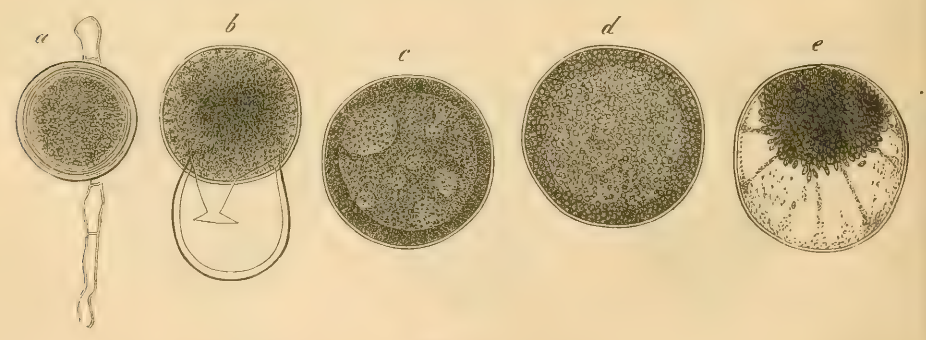


Fig. 41.

c. In den Sporangien von Protomyces macrosporus (Fig. 41) erfolgt die

Fig. 41. Protomyces macrosporus Unger. *a* reife, im Ruhezustand befindliche Dauerspore (vgl. § 53) mit den Resten der dieselbe tragenden Hyphe. *b* Weiterentwickelung bei Cultur in Wasser: der anschwellende, von einer innern Membranschicht umschlossene Protoplasmakörper (Innenzelle) aus den aufgerissenen äusseren Membranschichten ausschlüpfend. *c—e* Sporenentwickelung in der ausgeschlüpften Innenzelle (Sporangium). *c* Protoplasma wandständig; *d* in die Sporen getheilt. In *e* die Sporen zusammengeballt und von der bleibenden protoplasmatischen Wandbekleidung getrennt. Vgr. 390.

Bildung der Sporen, wenn dieser Ausdruck hier zulässig ist, — nachdem sie auf oder unter Wasser gebracht worden sind. Bevor dieselbe eintritt haben sie, durch complicirte, hier nicht näher zu erörternde Veränderungen die Gestalt kugeliger Blasen (Fig. 41, *b*) angenommen, deren Wand bekleidet wird von einer, einen grossen wassererfüllten Mittelraum umgebenden, dicht körnigen Protoplasmaschichte (*c*). Zellkerne wurden nicht beobachtet. Simultan zerfällt jene nun rings um die ganze Zelle zum grössten Theile in Hunderte von »Sporen« (*d*). Dieselben sind nach eben vollendeter Sonderung polygonale, durch schmale hyaline Streifen getrennte fein granulirte Körperchen und nehmen alsbald die Form cylindrischer, etwa 2,2 μ langer Stäbchen an. Die in meiner § 53 citirten Arbeit beschriebenen, der Trennung vorausgehenden Umlagerungen in dem Protoplasma bedürfen neuer Nachuntersuchung. Zur Sporenbildung unverwendet bleibt ein die Membran dauernd auskleidender, körniger protoplasmatischer Wandbeleg und eine kleine Portion hyaliner, zwischen den Sporen befindlicher (protoplasmatischer?) Substanz. Diese wird sichtbar, wenn die Sporen Stabform angenommen haben; dieselben rücken alsdann (*e*) zu einem der Sporangiumwand an einer Seite anliegenden Ballen zusammen, von welchem jene Zwischensubstanz in Form radialer Streifen zu der Wandschicht verläuft um nach und nach völlig zu verschwinden und durch wässerige Flüssigkeit ersetzt zu werden.

§ 20. Die endogen erzeugten Sporen werden in den meisten Fällen in bestimmter Form aus ihren Mutterzellhäuten befreit, wenn sie reif und völlig erwachsen sind. Selten, nämlich bei Elaphomyces, Eurotium, vielleicht auch Penicillium erfolgt die Befreiung aus der Mutterzellhaut vor Erreichung der definitiven, der Keimung vorangehenden Grösse und Structur; letztere tritt dann nachträglich ein, auf Kosten ungleichnamiger Zellen welche die Sporangien umgeben hatten. In verschwindend seltenen Ausnahmefällen bestehen keine Einrichtungen zur Befreiung der reifen Sporen, diese ist dem Zufall überlassen und unterbleibt selbst völlig, indem erst bei der Keimung die Mutterzellwand durch die Keimschläuche durchbohrt oder zersprengt wird — z. B. Sporangiolen von Thamnidium und Verw.

Die Entleerungseinrichtungen sind nach den Einzelfällen verschieden.

a. Die wasserbewohnenden Schwärmsporen der Saprolegnieen (mit einer unten zu nennenden theilweisen Ausnahme), der Peronosporeen und Chytridieen werden aus einer engen Oeffnung ausgetrieben, welche in der Mutterzellwand, meist apical, entsteht. Dieselbe kommt dadurch zu Stande, dass ein circumscriptes Stück der Wand mit der Reife plötzlich bis zur Unkenntlichkeit aufquillt. Dasselbe ist bei manchen Formen schon vor dem Aufquellen durch gallertige Membranverdickung ausgezeichnet; am auffallendsten bei den mit gelatinös verdickter Endpapille versehenen Sporangien von Phytophthora, Peronospora spec., manchen Chytridieen; in andern Fällen, z. B. Saprolegnia, fehlt die Verdickung. Gleichzeitig mit der Aufquellung der Austrittsstelle schwillt der gesammte Inhalt des Sporangiums, also die Sporenmasse sammt ihrer Umgebung, durch Wasseraufnahme [1]) an, und da die Seitenwände des

1) Walz, Bot. Zeitg. 1870, Nr. 43.

Sporangiums wenig dehnbar sind, werden zunächst die unter jener Austrittsstelle liegenden Sporen aus derselben hervorgepresst, die übrigen folgen. Es mag nach Einzelfällen verschieden sein und ist noch näher zu untersuchen, in wieweit bei der ersten Gesammtanschwellung durch Wasseraufsaugung die Sporen selbst, die sie trennende Zwischensubstanz (vgl. S. 79) und vielleicht auch eine innere quellbare Schicht der Sporangiumwand betheiligt sind. Direct sichtbar ist aber in den näher untersuchten Fällen (Achlya, Saprolegnia, Phytophthora (Fig. 42), dass die Schwellung vorzugsweise die hyaline Substanz betrifft, welche die Sporen innerhalb der festen Wand umgibt. Es ist meist sehr deutlich, wie zuerst eine an Breite zunehmende hyaline Schichte auf der Innenfläche der festen Wand auftritt und die Sporenmasse gegen die Mitte des Sporangiums und die Austrittsstelle hin drängt. Die Sporen selbst verhalten sich, auch wo sie schon vor der Entleerung selbstständige Bewegung zeigen, im Wesentlichen passiv, sie erleiden, zumal bei Achlya, während der Entleerung deutliche Zusammendrückung durch die sie umgebende wasserhelle Masse. In der Schwellung dieser liegt also die bei der Expulsion treibende Kraft. Ob dieselbe aus den ursprünglichen weichen Trennungsschichten allein besteht, welche alsdann bei der Entleerung eine theilweise Dislocation erfahren müssten, oder ob Quellung einer innersten Wandschicht des Sporangiums und vielleicht eine Auscheidung seitens der Sporen eintritt oder hinzukommt, ist unentschieden.

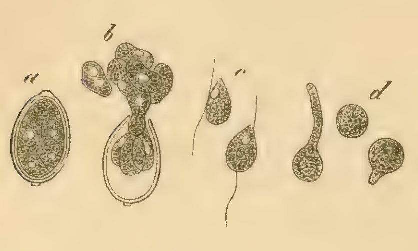


Fig. 42.

Die Quellungserscheinungen an der Austrittsstelle treten erst in einem gegebenen Augenblick nach Vollendung der Sporenbildung ein, und zwar auch in ganz reinem sauerstoffhaltigem Wasser. Dass die oft längst mit gelatinöser Verdickung vorgebildete Austrittsstelle nicht vorher in dem Wasser quillt, kann nur in einer Veränderung seinen Grund haben, welche sie erst nach Fertigbildung der Sporen erleidet, sei es dass beide Erscheinungen eine gemeinsame Ursache haben, sei es dass die Ursache der Veränderung in den fertigen Sporen liegt. In dem letzteren wahrscheinlicheren Falle ist kaum eine andere Annahme möglich, als die einer von den Sporen ausgehenden, auf bestimmte vorgebildete Wandstücke, etwa als Ferment, verändernd einwirkenden löslichen Ausscheidung. Dieselbe Betrachtung gilt auch mit geringer Modification für die bei der Expulsion active quellbare Substanz innerhalb der festbleibenden Sporangiumwand und für die Zoosporenentleerung vieler Algen.

Ueber die hier nicht ausführlich zu behandelnden Besonderheiten bei der Zoosporenbildung von Pythium, die Köpfchenbildung von Achlya, Aphano-

Fig. 42. Phytophthora infestans (Mont.) *a* Sporangium, in Wasser liegend, nach vollendeter Theilung. *b* Austritt der 10 (schwärmenden) Sporen aus demselben. *c* Sporen während der Bewegung. *d* solche zur Ruhe gekommen und zu keimen beginnend. Vergr. 390.

myces, Achlyogeton, die »Häutung« der Sporen bei diesen Genera und Dictyuchus, vgl. § 40 und die dort citirte Speciallitteratur.

b. Die Aussenwand der kugeligen Sporangien von Mucor (inclus. Thamnidium, Rhizopus, Absidia, Phycomyces etc.) und Mortierella wird mit der Reife der Sporen in ihrem grössten obern Theile in eine im Wasser zerfliessliche, bei den meisten Mucorformen von einem aus Kalkoxalat bestehenden dünnen stacheligen Häutchen incrustirte Substanz verwandelt. Die Sporen werden bei Anwesenheit der geringsten Wassermenge frei, indem sie, sammt der in mehr oder minder reicher Menge vorhandenen quellbaren Zwischensubstanz (vgl. S. 80) zerfliesst. Der untere, die Insertionsstelle umgebende Theil der Aussenwand nimmt an diesen Veränderungen nicht Theil und bleibt nach dem Zerfliessen als ein Ring oder Kragen rings um die Insertion der ebenfalls persistenten Basalwand stehen, welch letztere bei Mucor die vielbeschriebene hochconvexe und selbst blasig aufgetriebene Gestalt der sogenannten Columella hat.

Bei der verwandten Gattung Pilobolus hat das Sporangium zunächst ähnliche Gestalt und ähnlichen Bau, auch Oxalatincrustation wie bei Mucor. Seine Aussenwand wird in dem grösseren oberen Theile sehr fest und dunkelblauschwarz, in einer relativ schmalen, der Insertionsstelle angrenzenden Ringzone bleibt sie zarter und farblos. Die in ihr enthaltene Sporenmasse ist, zumal an der Insertionsstelle des Sporangiums, zunächst umgeben von einer — zwischen ihr und der Wand liegenden farblosen in Wasser hochquellbaren Gallertschicht, welche im übrigen nach Species verschiedene Ausdehnung zu haben scheint, und von welcher streitig und nach den vorliegenden Daten nicht sicher ist, ob sie ursprünglich ein Theil der Sporangiumwand ist oder mit den Sporen aus dem Inhalte letzterer entsteht. Tritt Wasser an die dünne basale Aussenwandzone, welche diese »Quellschicht« umgibt, so dringt es durch jene ein, bewirkt sofortige Quellung letzterer, und in Folge derselben reisst die Aussenwand rings um die Insertionsstelle durch und wird von der weiter quellenden Masse emporgehoben. Ob das Wasser durch die intacte Membran dringt, oder ob hierfür Risse in derselben vorausgesetzt werden, welche nach der Reife, in Folge der Gestaltveränderungen bei wechselnder Feuchtigkeit leicht eintreten, mag dahingestellt bleiben. Bei den Arten wie P. anomalus Ces. (Pilaira v. Tiegh.) mit sehr langen fadenförmigen Sporangiumträgern hat es hiermit, und mit allmählichem Zerfliessen von Quellschicht und Sporenmasse sein Bewenden. Bei den meisten Arten, wie P. crystallinus, oedipus u. a. aber wird das reife Sporangium von dem Träger abgeschleudert und mittelst seiner Quellschicht an fremde Körper angeklebt zur vollen Verquellung und Verbreitung der Sporen. Der Sporangienträger dieser Arten [1]) ist eine einige Millimeter lange, in ihrem Mitteltheil cylindrische, unten, und besonders oben unter dem Sporangium blasig aufgeschwollene Zelle. Nach Reifung der Sporen ist dieselbe, in zunehmenden Maasse, turgescent, und bewirkt die Abschleuderung

---

1) Coemans, Mém. conc. de l'Acad. royale de Belgique, T. XXX. J. Klein, in Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII, p. 305. Brefeld, Schimmelpilze, I und IV. Van Tieghem, Mucorinées. Vgl. die Litteraturangaben zu § 41—44.

des Sporangiums durch den S. 77 beschriebenen Spritzmechanismus. Jenes trennt sich los in einer dicht unter der Insertion seiner Aussenwand gelegenen ringförmigen Rissstelle, welche schon vor der Abwerfung als zarte scharfe Linie in der Wand erkennbar ist. (Vgl. Fig. 38, S. 77). Sein unterer zartwandiger Theil wird hierbei zerrissen, von der ausgespritzen Flüssigkeit getroffen, und hierdurch das Aufquellen der sporenumhüllenden »Quellschicht« gesichert.

Die Abschleuderung kann mit grosser Kraft erfolgen. Die Sporangien von P. oedipus, bei welcher Species dieselbe nach Coemans und Brefeld am grössten ist, werden nach dem erstgenannten Autor bis auf eine Höhe von 1,05 M. empor geworfen. Der Vorgang ist, wie Coemans ebenfalls nachgewiesen hat, in hohem Grade abhängig von der Beleuchtung. Unter sonst günstigen Bedingungen beginnt die Entwickelung der Träger Mittags oder Nachmittags, wird sammt der Sporangien- und Sporenbildung Nachts vollendet, und das Abwerfen erfolgt am folgenden Morgen, um so eher, je heller die Beleuchtung. Lichtausschluss bringt zwar nicht völlige Verhinderung, aber eine Verzögerung von 12—15 Stunden zu Stande. P. oedipus zeigt die Lichtempfindlichkeit und normale Periodicität in geringerem Maasse als P. crystallinus. Auf den Zusammenhang dieser Erscheinungen mit dem sehr starken positiven Heliotropismus der Sporangienträger ist hier nur in aller Kürze hinzudeuten.

Die vor dem Abschleudern steigende Turgescenz der Trägerzelle kann, wenn man Oberflächengrösse und Elasticität der Membran als gleichbleibend voraussetzt, zu Stande kommen entweder durch steigende osmotische Anziehung von Wasser seitens der Trägerzelle selbst, oder durch vom Mycelium ausgehende Einpressung von Wasser in die sich passiv verhaltende Trägerzelle, oder durch Zusammenwirken von beiderlei Vorgängen. Ich hatte früher (1. Aufl.) den zweiten als den allein wirkenden angenommen, weil man aus der nach der Abschleuderung geöffneten Trägerzelle, vor ihrem schliesslichen Zusammensinken, oft einen an Grösse zunehmenden Wassertropfen austreten sieht. Zur Sicherstellung dieser Ansicht dürften jedoch noch genauere Messungen erforderlich sein.

§ 21. Die Entleerung der in Ascis erzeugten Sporen, und jener von Protomyces macrosporus geschieht, je nach Arten, entweder durch Ausschleuderung, Ejaculation, oder durch Auflösung, resp. gallertige Verquellung der Asci.

Ersterer, der Ejaculationsprocess, betrifft nur solche Sporen, welche normaler Weise innerhalb des Ascus ihre volle Ausbildung erlangen. In dem Maasse als sie dieser entgegengehen, nehmen das sie umgebende Protoplasma und die eventuelle Glycogenmasse an Menge successive ab. Sie werden unzweifelhaft zum grossen Theil als Material für den Aufbau der Sporen verwendet. Näheres über ihre Betheiligung bei demselben ist zur Zeit nicht sicher bekannt. Wenn die Sporenreife eingetreten ist, sind bei einigen Arten, wie Sphaeria Lemaneae [1]), Sph. Scirpi, Sordaria fimiseda noch reichliche von Vacuolen durchsetzte, bei den meisten aber nur spärliche Protoplasmareste vorhanden, ausnahmslos aber bekleidet ein ununterbrochener, wenn auch oft sehr zarter protoplasmatischer Wandbeleg die Innenfläche der Membran. Die Hauptmasse des die Sporen umgebenden Schlauchinhalts besteht aus anscheinend wässeriger Flüssigkeit.

Die Membran selbst, in der Jugend immer eine zarte, ungeschichtete

1) Woronin, Beitr. III.

Zellhaut, hat zur Reifezeit an Mächtigkeit zugenommen, oft selbst bei grossen Ascis, wie Morchella esculenta, Peziza Acetabulum, pitya, melaena, Ascobolus furfuraceus ohne direct erkennbare Schichtung; bei manchen Arten, zumal Lichenenpilzen deutlich geschichtet, in vielen, nachher noch näher zu betrachtenden Fällen mit eigenartigen localen Verdickungen am Scheitelende. Sie zeigt bei den meisten hierher gehörigen Pilzen die Reaction der Pilzcellulose; in nicht wenigen Fällen aber Bläuung durch wässerige Jodlösung, sei es in ihrer ganzen Ausdehnung, wie bei den allermeisten Lichenen, Peziza convexula, cupularis u. a.[1]), nach Coemans auch bei Ascobolus-Arten; sei es nur an dem Scheitelende des Ascus, wie in einigen unten näher zu besprechenden Fällen.

Die Ejaculation selbst erfolgt in zweierlei Haupt-Formen, nämlich simultan oder succedan, stossweise.

Die simultane Form ist die überwiegend häufige. Sie findet sich bei den weitaus meisten Discomyceten, den Erysipheen, manchen Sphaeriaceen, auch den Sporangien von Protomyces. Sieht man ab von einigen, für Lichenenpilze angegebenen, nachher zu besprechenden besonderen Modificationen, so erfolgt sie mittelst desselben Spritzmechanismus wie die Abschleuderung der Sporen und Sporangien von Empusa resp. Pilobolus.

Sie ist, mit Ausnahme des vorerst bei Seite zu lassenden Protomyces, näher beobachtet bei keulen- oder eiförmigen, gegen ihr freies Ende verbreiterten Asci, mit 4, 8, 16, selten mehr Sporen. Nach Reifung dieser nimmt der vom Protoplasmaschlauch ausgekleidete Ascus, unter steter Vermehrung der wässerigen Inhaltsflüssigkeit, erheblich zu an Ausdehnung und Turgescenz. Erstere steigt, je nach den Einzelfällen auf $^5/_4$, $^4/_3$ bis zum doppelten und mehrfachen der ursprünglichen, d. h. zur Zeit der Sporenreifung vorhandenen Durchmessergrösse; sie erfolgt sowohl in Richtung der Länge als auch der Querdurchmesser und betrifft vorzugsweise den obern, scheitelwärts gelegenen Theil des Ascus. Dass die Membran dieses hierbei fast ausschliesslich passiv gedehnt wird und sehr vollständig elastisch bleibt ist bei Durchschneidung oder Wasserentziehung jederzeit zu erkennen.

Mit dem Beginn der Dehnung rücken die Sporen in die Scheitelregion des Ascus. Sie werden hier innerhalb der wässerigen Inhaltsflüssigkeit dicht aneinander gedrängt und in dem einfachsten und häufigsten Falle in eine einfache Längsreihe gruppirt, deren oberstes Glied dicht unter der Spitze steht. Seltner, z. B. bei Ascobolus und Verw. bilden sie, unter sonst gleicher Anordnung, zwei oder mehrere unregelmässige Reihen. In manchen Fällen dienen später zu beschreibende gelatinöse Appendices anscheinend dazu, die Sporen in der bezeichneten Gruppirung bei einander zu halten oder dieses wenigstens zu unterstützen[2]). Bei manchen Sordarien ist, nach Zopf, die oberste Spore sogar an einen nach innen ragenden Fortsatz der Scheitelmembran des Ascus befestigt. In der Mehrzahl der Fälle beobachtet man solche Einrichtungen

1) Vgl. auch Nylander, Flora 1865, p. 467.

2) Vgl. Zopf, Sitzgsber. d. Berliner Naturf. Freunde, 17. Febr. 1880. Zopf's neueste Arbeit über diesen Gegenstand (Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 56, Halle 1884) konnte hier nicht mehr benutzt werden.

nicht, und genügt für die Erklärung der Scheitelständigkeit der Sporen die Erwägung, dass mit der einseitigen Dehnung der Scheitelregion Strömungen in der Inhaltsflüssigkeit entstehen müssen, welche gegen den Scheitel gerichtet sind und die in der Flüssigkeit suspendirten Sporen in ihm und mit ihm verschieben müssen. Die specielle Gruppirung der Sporen in den Einzelfällen ergibt sich dann meist aus den jedesmaligen Raum- und Gestaltverhältnissen.

Hat die Dehnung der Wand ein bestimmtes Maximum erreicht, so wird diese in einer am Scheitel gelegenen Rissstelle geringerer Cohäsion plötzlich durchbrochen; in demselben Augenblick zieht sich die elastische Seitenwand auf die oben als ursprünglich bezeichnete Grösse zusammen und hierdurch wird der im Scheitel stehende Theil der Inhaltsflüssigkeit mit der Sporengruppe aus dem Risse hervorgespritzt. Der geöffnete Ascus collabirt dann und geht zu Grunde.

Die Anordnung der Sporen in dem Ascusscheitel vor der Ejaculation richtet sich, bei Mangel besonderer Haft- und Befestigungseinrichtungen, augenscheinlich nach Raum- und Gestaltverhältnissen. Bei vielen Discomyceten z. B. sind die Sporen ellipsoidisch oder länglich, ihr Längsdurchmesser grösser als die Breite des Ascus; sie stehen dann in letzterem parallel, in einfacher Längsreihe dicht hintereinander, jede einzelne schräg, mit beiden Enden die Wand berührend, die oberste mit dem scheitelsichtigen Ende dicht an den Scheitel gedrängt. Vgl. Fig. 39 *w*, S. 82 und Fig. 43, S. 93. Ist die Breite des Ascus erheblich grösser als die Durchmesser der Sporen so wird die Anordnung unregelmässiger: eine unregelmässige Längsreihe z. B. bei Ascobolus pulcherrimus [1], zwei solche bei vielen Ascoboli, (Fig. 45 [2]); ein unregelmässiger, in den Ascusscheitel gedrängter Ballen bei den achtsporigen Ascis von Exoascus Pruni [3], den vielsporigen von Ryparobius [4]. Allerdings bleibt auch in den relativ sehr weiten Ascis von Sordaria die Längsreihung erhalten (vgl. Fig. 44) was hier von der Befestigung der Sporen aneinander herrühren mag.

Die Form des Risses ist nach Arten verschieden, übrigens nicht immer leicht ganz genau zu erkennen. Eine über den Scheitel gehende, einfache oder mehrlappige Längsspaltung, von welcher nach der Entleerung ein weites Loch zurückbleibt, öffnet die Asci von Exoascus Pruni, Peziza cupularis, Erysiphe [5], nach Boudier [6] auch von Geoglossum, Helotium, Leotia, Bulgaria sarcoides. Bei vielen Pezizen, z. B. P. convexula, confluens, granulata, abietina, vesiculosa, melaena, allen Ascoboli, Helvella crispa geht der Riss ringförmig dicht unter dem stumpfen Scheitel der Ascuswand her; dieser wird daher als ein Deckelchen abgeschnitten und bei der Ejaculation entweder ringsum, oder nur auf einer, der Berührungsstelle der obersten Spore entsprechenden Seite abgehoben; letzteres z. B. bei Peziza vesiculosa, granulata. Grössere Ascoboli lassen die Grenze des Deckels schon vor der Ejaculation als scharfe Querlinie

1) Woronin, Beitr. II, Taf. III.

2) Vgl. auch Boudier, Ann. sc. nat. 5. Sér.. Tom. X.

3) Vgl. de Bary, Beitr. I, Taf. 3.

4) Boudier l. c.

5) R. Wolff, Erysiphe; vgl. d. Litteraturangabe hinter § 74.

6) l. c. p. 202.

erkennen[1]). Bei manchen Formen, z. B. Pez. abietina, vesiculosa, ist es der apicale, am meisten dehnbare Theil der Wand und von diesem wiederum besonders das Deckelstück, welche durch Jod vorzugsweise blau gefärbt werden. — Auch bei Sordarien sah ich den Ascus öfters durch einen relativ hohen Deckel geöffnet werden.

In einer dritten Reihe von Fällen werden die Sporen ausgetrieben durch ein apicales regelmässig rundes Loch, welches schon vor der Entleerung gleichsam vorgebildet ist als eine circumscripte minder dicke oder dichte Wandstelle. Bei Rhytisma acerinum entspricht ihm ein kleines, das oberste Scheitelende des noch geschlossenen Schlauches bildendes Spitzchen. Bei Peziza sclerotiorum (Fig. 43), tuberosa und Verwandten ist die Wand des reifen aber nicht turgescenten, z. B. durch einen Schnitt geöffneten Ascus vor der Entleerung an dem nur wenig gewölbten Scheitel mehr als doppelt so dick als an den Seiten, zweischichtig und in der Mitte von einem durch schwächere Lichtbrechung ausgezeichneten Längsstreifen wie von einem eingetriebenen Pfropfe durchzogen. An dem turgescenten, zur Ejaculation vorbereiteten Ascus ist der Scheitel beträchtlich breiter, stark nach aussen convex, seine Wand nicht dicker als an den Seiten und von der beschriebenen inneren Structur ist nichts zu sehen. Bei der Entleerung werden die Sporen durch den beschriebenen Pfropf getrieben; nach der Entleerung ist an seiner Stelle ein offener Canal und rings um diesen die Gestalt und Structur des nichtturgescenten Zustandes wiederhergestellt. In den letztbeschriebenen Fällen ist es wiederum die am meisten dehnbare, im nicht gespannten Zustande verdickte Scheitelregion der Wand, welche durch wässerige Jodlösung blau wird, und zwar derart, dass der die Rissstelle bezeichnende Pfropf die intensivste Färbung annimmt.

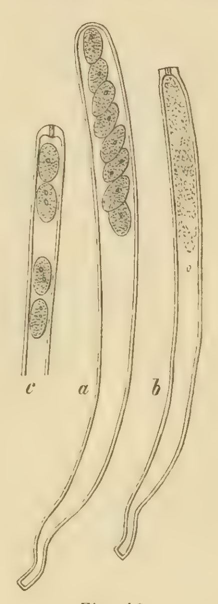


Fig. 43.

Zur Erläuterung obiger kurzer Darstellung des Ejaculationsmechanismus ist Folgendes hinzuzufügen.

a. Die Dehnung des Ascus durch die Vermehrung seiner wässerigen Inhaltsflüssigkeit ergibt sich aus der directen Beobachtung. Dass es sich meist nur um eine passive Dehnung handelt, und nicht um eine Erscheinung des Wachsens mit dauerndem Resultat zeigen die ebenfalls leicht zu beobachtenden Thatsachen, dass sich der Ascus nach spontaner Entleerung oder nach künstlicher Eröffnung seiner Wand sofort auf das anfängliche Volumen verkürzt, und dass seine Membran dabei an Dicke zunimmt, was besonders

Fig. 43. Peziza (Sclerotinia) Sclerotiorum. Isolirte Asci, in Wasser liegend beobachtet. *a* reif, vor der Ejaculation. *b* derselbe nach erfolgter Ejaculation. *c* anderes Exemplar, in dem Entwickelungszustand von *a*, quer durchschnitten. Vergr. ca. 400.

---

1) Vgl. die Abbildungen bei Boudier, l. c.

auffallend hervortritt bei stärkern localen Verdickungen wie der für Peziza Sclerotiorum beschriebenen. Letzterer Fall zeigt ferner mit besonderer Deutlichkeit, wie die Dehnung ganz vorzugsweise die Scheitelregion betrifft. Aber auch in allen übrigen Fällen genügt aufmerksame Vergleichung um darzuthun wie bei der Dehnung die Scheitelregion, man kann ohngefähr sagen die Scheitelhälfte, Gestalt und Umfang am meisten verändert, die basale Hälfte wenig oder gar nicht. Die Richtungen grösster Dehnbarkeit und die nach denselben zu Stande kommenden Gestaltungen sind nach Species mannichfach verschieden, wie schon die Vergleichung von Fig. 43, 44 und 45 lehrt. An ein wirkliches Wachsen könnte bei der colossalen Volumenzunahme der Ascis von Sordaria gedacht werden, zumal dieselben nach der Sporenreife noch relativ protoplasmareich sind. Wie sich die Sache hier verhält ist noch zu untersuchen; die Verkürzung nach der Ejaculation ist auch hier sehr stark.

Dass es die Vermehrung der Inhaltsflüssigkeit ist, welche die Dehnung verursacht, ergiebt sich aus der Thatsache, dass diese durch Verminderung der Inhaltsflüssigkeit rückgängig gemacht wird: plötzlich und vollständig wenn die Wand des Ascus spontan oder durch Anschneiden geöffnet wird, so dass Flüssigkeit austreten kann; allmählich durch langsame Einwirkung wasserentziehender Reagentien wie Alkohol, Glycerin, Salzlösungen auf den intacten Ascus. Umgekehrt wird die Dehnung (und Ejaculation) beschleunigt, wenn man unverletzte Asci in Wasser bringt.

b. Die hohe Elasticität der Ascuswand wird durch die mitgetheilten Thatsachen ohne weiteres erwiesen.

c. Das Verbleiben der Sporen in dem sich dehnenden Ascusscheitel wird nach Zopf[1]) in manchen Fällen durch besondere Befestigungsapparate bewirkt. Bei Sordaria Brefeldii ragt vom Scheitel des Ascus in das Lumen hinein ein hohlcylindrischer dickwandiger, durch Jod blau werdender Wandfortsatz. Die Sporen sind, ähnlich den S. 112, Fig. 52 dargestellten, mit terminalen Anhängseln versehen und durch diese in eine Reihe verkettet; das Endanhängsel der obersten Spore heftet die Reihe an den Wandfortsatz dadurch »dass es sich theils in ihn hineinschiebt und ihn ausfüllt, theils sich eng um ihn herumlegt. Zur Vervollständigung des Tragapparates gesellt sich zu der genannten Einrichtung noch eine andere, die darin besteht dass die Ascusmembran in einer subterminalen Zone in hohem Grade quellungsfähig ist, dergestalt dass sie das Anhängsel welches die Sporenkette trägt fest einschnüren kann, etwa wie eine Faust die Kehle«. Aehnliche Apparate mögen vielleicht, zumal bei Pyrenomyceten öfter wirksam sein, wie die § 26 zu besprechenden Structurerscheinungen von Ascusscheiteln andeuten. Die bisherigen Untersuchungen gestatten hierüber kein sicheres Urtheil. In vielen Fällen, zumal bei den Discomyceten ist aber ein derartiger Apparat nicht vorhanden, die Sporen sind in der Inhaltsflüssigkeit suspendirt. Sie müssen zunächst annähernd das gleiche specifische Gewicht haben wie diese; andernfalls müssten sie mit wechselnder Neigung des Ascus ihren Ort ändern, was thatsächlich nicht geschieht. In reinem Wasser sinken allerdings die meisten, wo nicht alle ascogenen Sporen zu Boden, die Inhaltsflüssigkeit muss aber höheres specifisches Gewicht haben als reines Wasser, weil sie Körper von jedenfalls höherem specifischen Gewicht in Lösung enthält. Wird nun durch Vermehrung der Inhaltsflüssigkeit der Scheiteltheil ganz vorwiegend gedehnt, so müssen hierdurch in der Flüssigkeit Strömungen entstehen, welche nach dem Scheitel gerichtet sind, so lange dauern wie die Dehnung selbst, und die Sporen daher dauernd scheitelwärts drängen. Auf die Anordnung der Sporen mögen dann, neben den schon oben berührten Raumverhältnissen, specielle, derzeit nicht näher bestimmbare Richtungen der Strömung Einfluss haben.

d. Der in Vorbereitung zur Ejaculation begriffene, vom Protoplasmasack ausgekleidete Ascus hat die — hier als bekannt vorauszusetzenden[2]) — Eigenschaften einer in steigender Turgescenz befindlichen Zelle. Es liegt daher von vorn herein nahe anzunehmen, dass die Vermehrung der Inhaltsflüssigkeit in einer Wasseraufnahme auf endos-

---

1) l. c. p. 33.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, p. 50. de Vries, Mechan. Ursachen d. Zellstreckung, Leipzig 1877.

motischem Wege besteht, und dass im Inhalt gelöste, osmotisch wirksame Stoffe, für welche der Protoplasmasack nicht durchlässig ist, die Wasseraufnahme verursachen. Alle beobachteten Thatsachen stehen hiermit in Uebereinstimmung, insbesondere auch diese, dass an dem isolirten Ascus durch vorsichtige Entziehung (mittelst Zuckerlösung, Glycerin) und Wiederzuführung von Wasser Volumen und Turgor wechselnd herabgesetzt und wiederhergestellt werden können. Frühere (1. Aufl.) gegentheilige Angaben haben wohl ihren Grund darin gehabt, dass der Protoplasmasack der untersuchten Asci bei der Wasserentziehung Läsionen oder Tödtung erlitten hatte, welche bei isolirten Ascis nachweislich sehr leicht eintreten. Die Herkunft der endosmotisch wirksamen Stoffe ergibt sich augenscheinlich aus dem mit der Sporenreife eintretenden Schwinden der Protoplasma- resp. Epiplasmareste. Ihre Qualität konnte nicht näher bestimmt werden; nur soviel kann ich auch jetzt noch angeben, dass in der Inhaltsflüssigkeit der Asci von Peziza granulata, Sclerotiorum, Ascobolus furfuraceus weder Zucker noch eine saure Reaction nachzuweisen war.

e. Nach dem Vorstehenden ist es im Grunde selbstverständlich, dass caeteris paribus die Ejaculation beschleunigt werden muss durch einen auf den Ascus von aussen wirkenden seitlichen Druck. An isolirten unter Deckglas im Wasser liegenden Ascis kann man dies leicht experimentell bestätigen. An dem lebenden Pilze stehen die Asci meist zwischen Paraphysen in grosser Zahl im Hymenium, und in diesem steigt der auf die reifen Asci wirkende seitliche Druck theils mit dem fortschreitenden Wachsthum, indem sich neue Asci zwischen die vorhandenen einschieben, theils mit der Wasserzufuhr: die mit Paraphysen versehenen Discomyceten-Hymenien quellen in der Richtung ihrer Oberfläche beträchtlich, und in höherem Maasse als das Gewebe ihrer Träger.

f. Alles für die keulenförmigen Asci gesagte findet in den Hauptpunkten auch Anwendung auf die kugeligen, frei im Wasser sich ausbildenden Sporangien von **Protomyces** macrosporus. Die Stelle grösster Dehnbarkeit, gegen welche die zahlreichen »Sporen« hinrücken, ist nach der Bildung dieser als ein breiter dünnerer Abschnitt oder Tüpfel in der Wand erkennbar und mitten in diesem erfolgt schliesslich der Riss in Form eines klaffenden Spalts.

§ 22. Wie zum öftern erwähnt stehen die Asci der Discomyceten, von welchen hier die Rede ist, in oberflächlichen Hymenien, zur Oberfläche ohngefähr senkrecht, meist zwischen zahlreichen gleichhohen Paraphysen, deren Enden das mittlere Niveau der Hymenialoberfläche bezeichnen. Die Asci eines Hymeniums entwickeln sich nicht gleichzeitig; eine nach Species verschiedene Zeitlang schieben sich successive neue von unten zwischen die Paraphysen ein, während ältere reifen. Mit eintretender Reife und Dehnung streckt sich jeder Ascus derart, dass sein Scheitel über die Hymenialfläche vortritt — während sein Basaltheil immer an dem ursprünglichen Insertionsorte befestigt bleibt. Nach der Ejaculation tritt der Scheitel in Folge der Verkürzung in oder meist unter das Niveau der Hymenialfläche zurück. Wo die Paraphysen fehlen, wie bei Exoascus, finden die gleichen Erscheinungen statt, mit den aus dem Paraphysenmangel sich selbstverständlich ergebenden Modificationen.

In reifenden Hymenien von Peziza, Helvella, Morchella, Bulgaria, Exoascus und jedenfalls der Mehrzahl der übrigen Discomyceten, werden fortwährend einzelne Asci successive entleert. Befindet sich der Pilz in abgeschlossener feuchter Luft, so findet man auf einer vor das Hymenium gebrachten Glasplatte nach kurzer Zeit Sporen, meist zu je acht in einem Flüssigkeitströpfchen liegend, und allmählich wird die Platte immer dichter bestreut. Ausser dieser allmählichen Entleerung zeigen aber viele Discomyceten die Eigenthümlich-

keit zu stäuben, d. h. plötzlich eine ganze Wolke von Sporen auszustossen, wenn man sie erschüttert, oder den Behälter öffnet, in dem sie aufbewahrt werden. Das Stäuben hat selbstverständlich in der gleichzeitigen Entleerung zahlreicher Asci seinen Grund. Die Pilze, welche die Erscheinung zeigen — Peziza Acetabulum, Sclerotiorum, Helvella crispa dienten mir vorzugsweise zu meinen Versuchen — stäuben nicht, wenn man sie feucht und in wasserreicher, ruhiger, durch eine Glasglocke abgeschlossener Luft cultivirt; es erfolgt unter diesen Bedingungen nur die stätige allmähliche Entleerung. So lange der Pilz von abgeschlossener wasserreicher Luft umgeben bleibt, tritt auch bei noch so starker Erschütterung kein Stäuben ein, mag der Pilz im Dunkeln oder im Tageslicht gehalten, oder aus der Dunkelheit plötzlich in diffuses oder directes Sonnenlicht gebracht werden. Dagegen stäubt der Pilz, sobald er aus dem feuchten Raum in trockene Luft gebracht wird. Ist das Hymenium nur mässig feucht, so dass es von den vorstehenden reifen Schlauchspitzen matt bereift oder fein flaumig aussieht, so tritt das Stäuben wenige Secunden nach Entfernung der Glasglocke oder sonstigen Bedeckung ein. Wurde der Pilz sehr nass gehalten, so ist das Hymenium von einer dünnen Wasserschicht überzogen, daher mehr oder minder glänzend und dunkler gefärbt als im mässig feuchten Zustand. Das Stäuben erfolgt an solchen Hymenien erst dann, wenn die Wasserschicht abgedunstet und das matt-flaumige Aussehen eingetreten ist. Man kann es beschleunigen, wenn man die Verdunstung beschleunigt.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass plötzlicher Wasserverlust, die nächste Ursache des Stäubens ist. Da letzteres bei nicht nassen Hymenien momentan eintritt, wenn die trockne Luft mit dem Pilze in Berührung kommt, so kann die Wasserentziehung nicht dadurch das Stäuben verursachen, dass sie etwa ein Schrumpfen, eine Contraction des ganzen Hymeniums und hierdurch eine Vermehrung des auf die Asci von aussen wirkenden Druckes hervorbringt. Es ist nicht möglich, dass solches in irgend erheblichem Maasse in einer oder wenigen Secunden eintritt, und durch einfache Versuche und Messungen überzeugt man sich leicht, dass der von aussen wirkende Druck, unter welchem die Asci stehen, bei länger dauernder Austrocknung anfangs nicht vermehrt wird und später bedeutend abnimmt, dass er vielmehr in dem Maasse steigt, als das Hymenium Wasser aufsaugt.

Der Wasserverlust kann daher nur dadurch das Stäuben verursachen, dass er den Spannungszustand in dem einzelnen Ascus ändert; sei es indem er eine Verminderung der Dehnung der Seitenwand bewirkt und somit den Druck der Inhaltsflüssigkeit auf die Rissstelle erhöht; sei es indem er die Widerstandsfähigkeit der Rissstelle gegen den gleichbleibenden Druck aufhebt. Die Richtigkeit dieser Erklärung wird durch die Beobachtung erwiesen, dass die Ejaculation auch dann erfolgt, wenn man auf reife, freipräparirte, in wenig Wasser liegende Asci plötzlich wasserentziehende Reagentien (Alkohol, Glycerin) einwirken lässt.

Nach dem Gesagten ist es wohl unzweifelhaft, dass Bewegungen und Erschütterungen auf das Stäuben nur insofern Einfluss haben, als sie das Abtrocknen beschleunigen. Man kann ein Hymenium, welches eben gestäubt hat,

öfters zu abermaligem Stäuben bringen, wenn man den Pilz rasch hin und her bewegt und hierdurch die noch minder vollkommen reifen Asci zum Platzen bringt. Dann aber, und oft schon nach dem ersten Stäuben, ist eine Ruhe von wenigstens mehreren Stunden nothwendig, um so viele neue Asci zur Reife kommen zu lassen, dass das Stäuben beobachtet werden kann.

Die Erscheinung des Stäubens fehlt manchen Discomyceten gänzlich; so konnte ich sie z. B. nicht hervorrufen bei Peziza pitya, Morchella esculenta, Exoascus Pruni; bei den meisten tritt sie allerdings leicht ein; ausser bei den schon genannten Arten habe ich sie selbst beobachtet bei Peziza melaena, tuberosa, aurantia, cupularis, badia, confluens, Rhytisma acerinum. Viele andere Beobachtungen finden sich seit Micheli aufgezeichnet.

Bei Ascobolus und den neuerdings davon abgetrennten Genera findet keine successive, sondern nur jedesmal gleichzeitige Entleerung sämmtlicher reifer Asci des Hymeniums, also Stäuben statt. Sowohl der Mechanismus der Entleerung als die Bedingungen des Stäubens sind die gleichen, welche für die anderen Discomyceten angegeben wurden; ausserdem kommt hier eine, noch genauer zu untersuchende Abhängigkeit von der Beleuchtung zur Geltung.

§ 23. Bei den simultan ejaculirenden Pyrenomyceten ist der Ejaculationsprocess von Zopf (l. c.) zuerst für Sordaria richtig beschrieben worden. Zahlreiche Asci erfüllen hier, zu einem dichten Büschel aufrecht nebeneinander gestellt, den bauchigen Grund eines etwa flaschenförmigen Behälters, des Peritheciums, welches sich nach oben in einen mehr oder minder gestreckten Hals fortsetzt. Bei grossen Formen, wie S. fimiseda, wird dieser bis über 1 mm lang, bei kleineren bleibt er kürzer. Er wird der Länge nach durchzogen von einem sehr engen, die Breite eines Ascus nicht erreichenden Canal, welcher innen, über der Ascusgruppe conisch erweitert ist und aussen ins Freie mündet. Bis zum Eintritt der Sporenreife bleiben die Asci schmal cylindrisch-keulenförmig und dem bauchigen Peritheciengrunde gleich hoch. Dann beginnen sie, successive, unter gewaltiger Erweiterung ihres Scheitels sich in die Länge zu strecken. Der Weg welcher ihnen hierfür freibleibt, ist nach den gegebenen Raumverhältnissen gegen den Halscanal gerichtet. Hat der Scheitel des ersten die Innenmündung des Canals erreicht, so tritt er in diesen ein und streckt sich, breit keulenförmig angeschwollen und den Canal entsprechend



Fig. 44.

Fig. 44. Sordaria minuta Fuckel (?), viersporige Form. Kleines Perithecium, in Objectträgercultur erzogen und in der Culturflüssigkeit liegend lebend beobachtet. Optischer Längsschnitt. Im Grunde des Peritheciums dichte Gruppe von Ascis, grösstentheils mit reifen Sporen. Ueber dieser Gruppe andere reife Asci in verschiedenen Stadien der Streckung zur Ejaculation; der oberste hat die Halsmündung fast erreicht. Vergr. ca. 100.

erweiternd, in die Länge bis sein Scheitel im Niveau der Aussenmündung oder ein kleines Stück vor derselben steht; dann erfolgt sofort die Ejaculation. In den hierdurch frei gewordenen Hals tritt dann ein nächster Ascus und so fort, einer nach dem andern. Das untere Ende des Ascus bleibt bis nach der Ejaculation mit seiner ursprünglichen Insertionsstelle im Grunde des Peritheciums in Verbindung. Die Streckung ist also eine sehr beträchtliche, sie geht z. B. in dem Fig. 44 abgebildeten Falle auf mehr als das sechsfache der mit der Sporenreife erreichten Länge, unter Verbreiterung des obern Theils um das mindestens dreifache. Der untere Theil scheint dabei unter dem Druck benachbarter die Schwellung beginnender Asci verschmälert zu werden, doch ist es bei der dichten seitlichen Aneinanderdrängung der Theile schwer, hierüber volle Sicherheit zu erhalten.

Die Geschwindigkeit der beschriebenen Streckungen ist relativ gering. Bei einer in Wasser liegend beobachteten kleinen Sordaria erforderte das Verrücken des Scheitels um eine Sporenlänge (= 17 μ) etwa 15 Minuten, die Durchwanderung des ganzen Halses etwa 8 Stunden.

Bei dem in Fig. 44 abgebildeten Exemplar von S. minuta? wurde die Bewegung schneller ausgeführt, Vorrücken um eine Sporenlänge (= 10 μ) in etwa 5 Minuten. In wieweit Licht, Wärme und andere äussere Ursachen etwa beschleunigend oder hemmend einwirken und welches die unzweifelhaft vorhandenen specifischen Differenzen sind, bleibt näher zu untersuchen.

§ 24. Die Kraft mit welcher die Sporen ejaculirt werden ist, so weit die wenigen genauern Untersuchungen reichen, nicht sehr gross. Bei Bulgaria inquinans und Protomyces macrosporus werden sie 1—2 cm weit senkrecht nach oben geworfen; bei Exoascus Pruni 1 cm weit, bei den stark stäubenden Pilzen, wie Peziza vesiculosa, acetabulum, Helvella crispa, Ascobolus furfuraceus auf eine Entfernung von 7 cm und darüber, bei Sordaria fimiseda nach Woronin bis auf 15 cm, bei den kleineren Species der Gattung etwa 2 cm; bei Rhytisma acerinum nur auf einige Millimeter. Die Bewegungen des Stäubens verursachen bei grossen und stark stäubenden Hymenien ein Geräusch, was schon von Desmazières angegeben, neuerdings von Anderen bezweifelt worden ist. Bei kräftigen Exemplaren von Peziza Acetabulum und Helvella crispa habe ich es als ein sehr vernehmliches Zischen gehört.

Die hierher gehörigen Eigenthümlichkeiten der alten Gattung Ascobolus (inclus. Saccobolus etc.), welche zu mancherlei Irrthümern und selbst Fabeln Anlass gegeben haben, beruhen in der gewaltigen Grösse der Asci, ihrer zur Reifezeit grossen Prominenz über die Hymenialfläche und der regelmässigen Periodicität des Reifens und Stäubens[1]. Wie Coemans ausführlich beschreibt, kommen in dem Hymenium, wenn es einen bestimmten Grad der Ausbildung erlangt hat, während mehrerer Tage täglich eine Anzahl Asci zur Reife und Ejaculation. Ihr Vortreten über die Hymenialfläche in Folge der Dehnung beginnt gegen Abend und schreitet fort bis zum nächsten Mittag. Um diese Zeit, etwa zwischen 1 und 3 Uhr, hat die Spannung den höchsten Grad erreicht; bei der geringsten Erschütterung erfolgt jetzt die Ejaculation, und zwar an sämmtlichen vorragenden Ascis gleichzeitig. Ob sie auch bei vollständiger Ruhe der Umgebung eintritt ist

1) Vgl. Crouan, Ann. sc. nat. 4. Sér. T. VII (1857) p. 175. Coemans, Spicilège, I (Bull. soc. Bot. Belg. I, 1). Boudier, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. X, p. 191.

schwer zu entscheiden. Thatsächlich wird die Ruhe jedenfalls schon dadurch gestört, dass am Nachmittag die Dehnung einer Anzahl jüngerer Asci beginnt, welche sich zur Ejaculation am folgenden Tage vorbereiten. Es liegt nahe, zwischen dieser regelmässigen täglichen Periodicität und der Lichtperiode eine directe Beziehung zu vermuthen. In der That fand Coemans, dass die Ejaculation bei Cultur der Ascoboli im Dunkeln um 4—5 Stunden verzögert wird. Wie Boudier und Zopf fanden, sind die in Dehnung begriffenen Asci stark positiv heliotropisch; sie können bei geeigneter Neigung gegen die Lichtquelle Krümmungen bis nahe 90⁰ erfahren, welch' letztere nach der Ejaculation oder künstlicher Aufhebung der Dehnung fast vollständig (nicht ganz) wieder ausgeglichen werden. Der Zusammenhang aller dieser Verhältnisse ist noch genauer zu untersuchen.

Die zur Ejaculation vorbereiteten Asci sind sehr stark gedehnt und ihr breit keulenförmiger Scheiteltheil ragt weit über die Hymenialfläche hervor; dies hat zu der noch von Boudier reproducirten irrigen Meinung geführt, die Asci trennten sich von ihrer Insertionsstelle ab und wanderten dann zwischen den Paraphysen in die Höhe. Thatsächlich bleiben sie fest sitzen wie bei den übrigen Discomyceten. Vgl. Fig. 45. Die prominirenden Asci sind ferner bei den grösseren Species mit blossem Auge deutlich sichtbar und zwar, weil sie in ihrem Scheitel die dunkel violett gefärbten Sporen enthalten, als dunkle Punkte. Im Momente des Stäubens verschwinden diese, weil die Sporen fortfliegen und die leeren Schlauchwände sich unter die Hymeniumoberfläche zurückziehen. Aeltere Beobachter wurden durch diese Erscheinungen zu der irrigen Meinung veranlasst, die ganzen Asci würden aus dem Hymenium ausgeschleudert und auf diesen Irrthum gründet sich der Name Ascobolus.

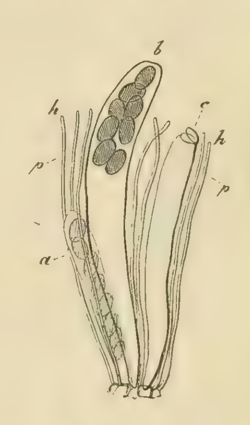


Fig. 45.

§ 25. Bei den meisten mit offenen Hymenien versehenen Flechtenpilzen ist der Mechanismus der Sporenejaculation dem beschriebenen ähnlich, aber doch in einzelnen, allerdings wie mir scheint nochmaliger Nachprüfung bedürftigen Punkten davon verschieden. Der Bau der Hymenien ist dem der beschriebenen Discomyceten im Wesentlichen gleich. Nach Tulasne's Untersuchungen [1]) besteht die Uebereinstimmung in der Turgescenz des reifen Ascus und der simultanen Ejaculation aus dem durch einen oder mehrere Längsrisse gespaltenen Scheitel. Die Asci werden einer nach dem andern, in der Folge wie sie reif werden entleert, die Sporen nach Tulasne etwa 1 cm weit aufwärts geschleudert; plötzliches Stäuben vieler Asci auf einmal ist nicht beobachtet. Die angedeuteten Differenzen sind diese, dass die Asci mit ihrem Scheitel nicht über die Hymenialfläche treten, sondern in oder ein kurzes Stück unter derselben stehen bleiben, und dass bei der Sprengung des Ascus und der Ejaculation der auf jenen von aussen wirkende Druck vorzugsweise wirksam zu sein scheint. Die Ejaculation erfolgt nämlich bei Einwir-

Fig. 45. Ascobolus furfuraceus P. Stück eines Durchschnitts durch das Hymenium, *h*—*h* die durch die Enden der Paraphysen (*p*) bezeichnete Hymeniumoberfläche. *a* junger Ascus. *b* fast reifer, über *h*—*h* vorragend. *c* eben solcher, der sich während der Beobachtung entleert und verkürzt hat, mit offenem Deckel an der Spitze. Vergr. 195.

1) Mém. sur les Lichens. Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom. 17.

kung von Wasser. Diese verursacht eine beträchtliche Quellung des gesammten gelatinösen Hymeniums in der Richtung seiner Fläche, und schon hierdurch einen seitlichen Druck auf die turgescenten, in dem Hymenium steckenden Asci. Der Druck wird aber noch erhöht durch den Widerstand welchen die Flächenvergrösserung des Hymeniums erfährt durch den bei der Benetzung minder quellbaren das Hymenium tragenden Thallus oder durch besondere, die Hymenien umrandende Träger oder Gehäuse (Thallusränder, Excipula) welche sich, wie Tulasne gezeigt hat, durch Wassereinsaugung in dem Sinne krümmen, dass sie der Flächenvergrösserung des Hymeniums direct entgegen wirken. — Ejaculation aus einem isolirten, jenen Druckwirkungen entzogenen Ascus, welche bei den übrigen Discomyceten so leicht eintritt, ist bei einem Flechtenpilze meines Wissens nie beobachtet worden. —

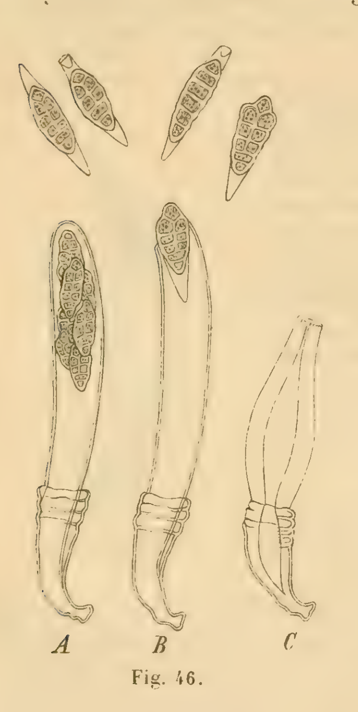


Fig. 46.

Von den mit Perithecien versehenen Flechtenpilzen weiss man nur, dass ihre Asci ebenfalls ejaculiren[1]; der Mechanismus ist nicht näher untersucht.

§ 26. **Succedane, stossweise Ejaculation.** Ein isolirter reifer Ascus von Sphaeria Scirpi ist, wie Pringsheim[2]) zuerst gezeigt hat, breit- und kurz-keulenförmig und von acht grossen Sporen, welche zu zwei unregelmässigen Reihen zusammengedrängt sind, fast völlig ausgefüllt. Er hat eine doppeltcontourirte anscheinend homogene, mässig dicke, von dem Protoplasmasack bekleidete Wand. Die Ejaculation findet unter Wasser statt. Bevor sie beginnt reisst plötzlich eine bisher nicht erkennbare äusserste dünne Wandschicht am Scheitel auf, und aus ihr tritt die innere Wandschicht hervor um sich in wenigen Secunden zu einem Schlauche zu strecken, welcher fast dreimal so lang und so breit oder breiter ist als der ursprüngliche. Mit dem untern Theile bleibt derselbe in der aufgerissenen Aussenschicht stecken (Fig. 46, *A*). Die Wanddicke des gestreckten Schlauches ist jener der ursprünglichen ohngefähr gleich.

Fig. 46. Sphaeria Scirpi, nach Pringsheim, aus Pfeffers Physiologie. *A* der Ascus nach der Streckung; die durchrissene Aussenschicht am Grunde, Sporen noch nicht entleert. *B* die letzte Spore eines Ascus in dem Risse steckend, Ejaculation erwartend; 4 ejaculirte liegen davor (oben). *C* Ascus nach vollendeter Ejaculation.

1) Tulasne, l. c. Stahl, Beitr. zur Entwickelungsgesch. d. Flechten, II, 1877.
2) Jahrb. I, 189.

Mit dem Scheitel des sich streckenden Schlauches rücken die acht Sporen empor, ihre ursprüngliche Gruppirung ohngefähr beibehaltend, die oberste dem Scheitel dicht genähert. »Kurz darauf erblickt man die oberste Spore in eine in der Spitze des Schlauchs sich bildende Oeffnung hineingerückt und bald darauf mit grosser Gewalt durch dieselbe herausgeschleudert. Sobald dies geschehen ist, verkürzt sich der Schlauch etwa um die halbe Länge einer Spore, so dass nun die zweite Spore die Spitze des Schlauchs berührt und in die Oeffnung hineingepresst wird. Indem sie die Oeffnung verstopft, dehnt sich der Schlauch wiederum bis auf seine ursprüngliche Länge und die zweite Spore wird sodann mit gleicher Gewalt wie die erste hervorgeschleudert.« Unter den gleichen Erscheinungen erfolgt der Eintritt in die Oeffnung und die Ausschleuderung aller übrigen Sporen nach einander. Der schliesslich entleerte, an der Spitze offene Schlauch verkürzt sich nun rasch um etwa $^1/_3$, unter dauernder beträchtlicher Quellung der Membran und erleidet keine weiteren Veränderungen als spätere Desorganisation. Der ganze Vorgang spielt sich binnen weniger Minuten ab. Es ist klar, dass es sich hier um eine Modification des Spritzmechanismus handelt, welche wesentlich dadurch zu Stande kommen muss, dass die Weite der apicalen Oeffnung für die simultane Entleerung zu gering ist, im übrigen noch näherer Untersuchung bedarf.

Die succedane Ejaculation ist bis jetzt nur für einige Pyrenomyceten sicher bekannt. Dass sie auch an den offenen Hymenien von Discomyceten vorkommt ist nicht wahrscheinlich; eine kurze Angabe von Crouan[1]) für Vibrissea ist wohl kaum hierher zu ziehen, übrigens noch zu prüfen. Bei den hierher gehörigen Pyrenomyceten sind die Asci, wie bei den Fig. 44 dargestellten, dicht aneinander gedrängt im Grunde mit engem Mündungscanal versehener Perithecien und die sich streckenden Asci, schieben sich einer nach dem andern, ohne sich von ihrer Insertion zu trennen, durch den Canal mit ihrem Scheitel ins Freie, um dann zu ejaculiren. Woronin[2]) hat diese Vorgänge bei Sphaeria Lemaneae zuerst richtig dargestellt. Sie gelten jedenfalls auch für Sph. Scirpi, ferner für Phyllachora Ulmi, Cordyceps militaris. Aus den reifen Perithecien dieses sieht man, in feuchter umgebender Luft, einen Ascusscheitel nach dem andern vortreten und schleudern. Jeder streckt sich über die Mündung hinaus um ein seinen Querdurchmesser etwa sechsmal übertreffendes Stück; binnen wenig Minuten fliegen dann die dünnen fadenförmigen Sporen eine nach der andern pfeilschnell aus der Spitze aus; jeder dieser stossweisen Entleerungen folgt eine geringe aber dauernde Verkürzung des Ascus; mit der letzten hat er das Niveau der Mündung erreicht.

Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass die von Tulasne[3]) gefundene, schon mit blossem Auge als Ausstäuben feiner glitzernder Nädelchen erkennbare Ejaculation der Perithecien von Claviceps wie bei Cordyceps erfolgt und meine frühere (1. Aufl. p. 145) Erklärung derselben in der Hauptsache falsch ist. Weitere Verbreitung der gleichen oder ähnlicher Vorgänge unter den Py-

1) Ann. sc. nat. 4. Sér. T. VII, p. 176.
2) Beitr. III, p. 5.
3) Carpol. I, p. 42.

renomyceten ist nach vorliegenden Daten unzweifelhaft, für die einzelnen Fälle aber noch genauerer Untersuchung bedürftig.

Das Letztgesagte gilt zunächst für ziemlich zahlreiche Pyrenomyceten deren Asci den gleichen Bau haben wie bei Sph. Scirpi und Lemaneae, und wenn sie reif in Wasser isolirt werden die gleichen Streckungserscheinungen zeigen; z. B. Sphaeria inquinans, obducens Schm., Cucurbitaria Laburni, Pleospora-Arten[1]. Vgl. Fig. 47.

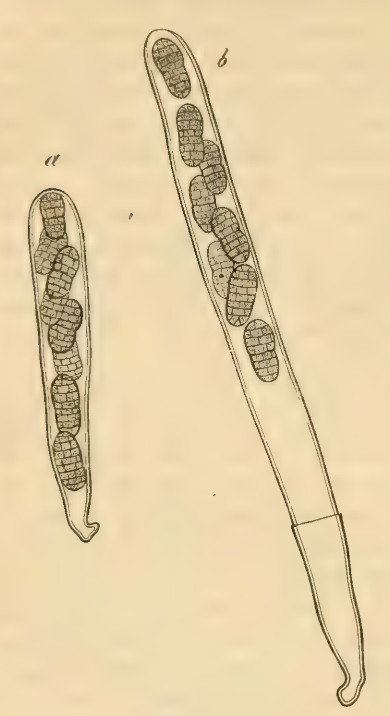


Fig. 47.

Bei allen diesen Formen besteht die Membran des Schlauches aus einer dünnen, wenig quellbaren äusseren Schichte und einer inneren gallertartig weichen, welche in Wasser ungemein stark aufquillt. Wird der reife Ascus in Wasser gebracht, so dehnt sich letztere und tritt aus der berstenden äusseren hervor in der für Sph. Scirpi beschriebenen Weise. In dem intacten Ascus ist die Innenschicht im Vergleich zu dem Lumen dünn, sie scheint fest zusammengepresst zu sein zwischen der wenig dehnbaren Aussenschicht und dem mit Inhaltsflüssigkeit strotzend angefüllten Plasmasack. Sobald der Druck, unter welchem sie steht, durch Verletzung des Ascus aufgehoben wird, quillt sie gegen die Längsachse des letzteren hin dergestalt auf, dass das Lumen zu einem schmalen Canal verengt und der Inhalt, seien es Sporen oder Protoplasma, aus der Verletzungsstelle ausgetrieben wird. Dies findet sowohl bei erwachsenen, der Reife nahen, als jungen, kaum halbwüchsigen Ascis statt, bei beiden ist die Membran im unverletzten Zustande gleich dünn im Vergleich zu dem weiten Innenraum.

Ejaculation ist bei den letztgenannten Formen nur selten, aber doch auch schon beobachtet worden, meist verquellen die in Wasser gebrachten Asci derselben, auch nach der Streckung, alsbald zu verschwommener Gallerte. Dies mag seinen Grund grossentheils darin haben, dass die so sehr quellbaren Asci dieser landbewohnenden Formen immer nur in stark misshandeltem Zustande, d. h. an Schnitten oder gar zerquetschten Exemplaren welche plötzlich in Wasser gelegt wurden, und nicht in ihrem normalen Zustande untersucht worden sind — eine Behandlung welche die spontan unter Wasser wachsenden Sph. Scirpi und Sph. Lemaneae jedenfalls besser ertragen.

Das nämliche gilt aber auch für andere, die plötzliche Streckung nach Isolirung in Wasser nicht zeigende Asci, wie aus dem Beispiele von Cordyceps hervorgeht. Unter

Fig. 47. Pleospora herbarum Tul. (grosse Form.) *a* reifer Ascus (mit vielgliedrig zusammengesetzten Sporen) frisch aus dem Perithecium genommen. *b* derselbe nach Einwirkung des Wassers: Innenschicht gestreckt, Aussenschicht durchrissen. Bei diesem Exemplar erfolgte Ejaculation nach Art von Sph. Scirpi; meist unterbleibt dieselbe bei vorliegender Species. — Vergr. 195.

1) Tulasne, Carpol. l. c. und Tom. II, Tab. XXVIII etc. Currey, Microsc. Journ. Vol. IV, p. 198. Sollmann, Botan. Zeitg. 1863.

Wasser isolirt zeigen diese und viele andere nur mehr oder minder rasch eintretende gallertige Verquellung der Ascuswände.

Manche der in Rede stehenden Asci haben in ihrem Scheitel characteristische Wandverdickungen: bei Cordyceps, Claviceps, auch Epichloe typhina ist jener verdickt zu einem etwa cylindrischen von einem sehr engen Porencanal der Länge nach durchzogenen Körper, welcher fast so hoch als der Schlauch breit und der dünnen Seitenwand wie ein Deckel oder Pfropf aufgesetzt ist. — Erinnert man sich der für Peziza Sclerotiorum u. A. (Fig. 43, S. 93) beschriebenen Scheitelverdickung, welche bei der Dehnung zur dünnen Haut ausgespannt wird, so stellt sich die Frage ob die Verdickungen in den in Rede stehenden Fällen nicht ebenfalls bei der Streckung des Ascus zur dünnen Haut ausgespannt werden, und daher gleichsam als dem Ejaculationsprocess dienende, zur Dehnung bestimmte Reserve-Membranstücke zu bezeichnen sind, etwa wie der sogenannte Zellstoffring in den vegetativen Zellen von Oedogonium. Das ist wenigstens zu untersuchen.

Den soeben beschriebenen ähnliche Scheitelverdickungen kommen ferner vor an den Ascis vieler Pyrenomyceten von denen man eine Ejaculation nicht kennt. Zumal auch die neuerdings von Crié[1]) untersuchten, von de Seynes[2]) wohl richtiger beschriebenen und aufgefassten Zapfen bei Rosellinia-Arten gehören hierher. Bei R. Aquila (an getrockneten Exemplaren untersucht) stellen dieselben eine vom Scheitel ins Innere des Ascus ragende, cylindrisch-ovale Masse dar, welche höher als der Ascusscheitel breit ist, diesen zum grossen Theile — aber nicht ganz — ausfüllt und mitten der Länge nach von einem Porencanal durchzogen wird; — mit andern Worten gleichsam eine sehr dicke, nach Innen vorragende Ringleiste auf der Scheitelwand. Dieselbe wird, wie oft beschrieben, durch Jod dunkelblau gefärbt.

Ist die für Cordyceps ausgesprochene Vermuthung richtig, so würde auch für die letzterwähnten Fälle die Frage zu stellen sein ob die Scheitelverdickungen nicht ebenfalls dem Ejaculationsprocess dienende, zur Ausdehnung bestimmte Reservestücke sind. Andererseits wäre, nach Zopf's Angaben für Sordaria Brefeldii (S. 94) auch zu fragen, ob sie etwa als Befestigungsapparate der Sporen im Ascusscheitel dienen. Alles das bedarf noch der Untersuchung, diese ist aber, zumal da keineswegs alle Pyrenomyceten ejaculiren, von Fall zu Fall vorzunehmen.

§ 27. **Befreiung der Sporen durch Auflösung oder gallertige Verquellung der Ascuswand ist bei freien offenen Hymenien eine nicht häufige Erscheinung. Sie scheint jedoch, und zwar in letztgenanntér Form, dem Discomyceten Roeslaria hypogaea eigen zu sein[3]). In der ersten Form, oder unter nicht näher definirbarem Schwinden des Ascus findet sie statt bei Sphaerophoron (Fig. 48), Acroscyphus, den Calycieen, welchen sich die mit Perithecien versehenen Genera Lichina und Paulia nahe anschlies-**

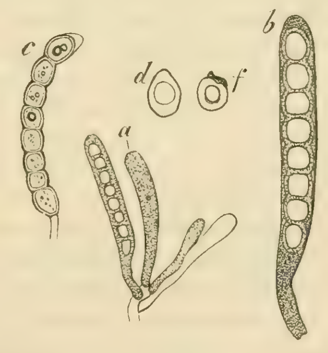


Fig. 48.

Fig. 48. Sphaerophoron coralloides P. *a* junge Asci. *b* der eine derselben stärker vergr. *c* Fast reifer Ascus. *d* Umriss einer freien, reifen Spore. *f* Umriss einer solchen, von der das violettschwarze Epispor bis auf ein kleines Stückchen abgelöst ist. — *b* etwa 700-, die übrigen alle 390mal vergr.

---

1) Comptes rendus, Tom. 88 (1879) p. 759, 985.
2) Ibid. p. 820, 1043. R. Hartig, Unters. a. d. forstbot. Institut zu München, I, p. 20, Taf. II.
3) Vgl. v. Thümen, Pilze des Weinstocks, p. 210.

sen, wie Montagne (Ann. Sc. nat. XV, 2. Sér. 1841), Fresenius (Flora 1848, p. 753) und Tulasne (Mém. p. 77) gezeigt haben[1]). Die jugendlichen Sporenanlagen werden früh den engen, zarten Ascis fast gleich breit und ordnen sich in eine einfache, oder stellenweise doppelte ununterbrochene Reihe in dem oberen Theile des Schlauches, von dessen Wand nur durch eine dünne Lage Protoplasmas (oder Epiplasmas) getrennt (*a, b*). Indem sie sich hierauf in höherem Maasse. als die umgebende Schlauchwand ausdehnen und das Protoplasma verschwindet, füllen sie die Wand zuletzt völlig aus. Diese stellt dann eine zarte, zwischen je zwei Sporen oft eingeschnürte Scheide (*c*) dar; bei Sphaerophoron, den meisten Calycieen, zerbröckelt dieselbe zuletzt, die Sporen werden hierdurch von einander getrennt und häufen sich als ein lockeres Pulver auf der Hymeniumfläche an. Bei Lichina und Paulia bleiben die Sporen fest vereinigt.

Bei den in geschlossenen Behältern reifenden Ascis ist die in Rede stehende Erscheinung sehr verbreitet. Als sichere Beispiele von Pyrenomyceten sind zuerst zu nennen Chaetomium (Zopf) und Melanospora parasitica[2]). Mit der Sporenreife verquellen bei diesen die Ascuswände zu copiöser Gallerte, welche durch Wasseraufnahme an Volumen derart zunimmt, dass sie aus der Peritheciummündung vortritt und die von ihr umhüllten Sporen aus dem Perithecium herausbefördert. Die Menge der hierzu verwendeten Gallerte wird dadurch vermehrt, dass auch das die Asci umgebende Gewebe an der Verquellung Theil nimmt. Die ausgepresste Sporenmasse bildet vor der Peritheciummündung tropfenförmige Anhäufungen oder gekrümmte, rankenartige Fäden wie eine zähe, durch eine enge Röhre gepresste Masse. Diese Form der Ascus- und Peritheciumentleerung ist unter den mit dünnwandigen Ascis versehenen Pyrenomyceten jedenfalls sehr verbreitet, wahrscheinlich z. B. bei Nectria-Arten[3]), Hypoxylon concentricum, Nummularia, Stictosphaeria, Eutypa, Quaternaria, und wohl vielen andern bei Tulasne (Carpol. II) beschriebenen Xylarieen und Valseen. Doch ist, mit Rücksicht auf die im vorigen § ausgesprochenen Erwägungen noch genauere Beobachtung der Einzelfälle nothwendig. Perithecien ohne Mündung, wie bei Chaetomium fimeti und Cephalotheca tabulata[4]) werden durch die Quellung der Gallerte — in bestimmter Form — gesprengt.

Die ebenfalls in geschlossenen, aber mündungslosen und nur in Folge von Verwitterung oder zufälliger Zerstörung sich öffnenden Behältern entwickelten Asci von Eurotium, Penicillium, Anixia truncigena[5]), Onygena, Elaphomyces und den Tuberaceen werden, zum Theil nach vorübergehender gelatinöser Aufquellung, aufgelöst oder zersetzt, sie schwinden vollständig und lassen die Sporen zunächst frei in den Innenraum der Behälter treten.

1) Vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl. p. 51.

2) Kihlmann, zur Entw. d. Ascomyceten. Acta Soc. Fennicae XIII, 1883.

3) Vgl. Janowitsch, Bot. Zeitg. 1865.

4) Zopf, Sitzgber. d. Naturf. Freunde, l. c. und: Chaetomium; Nov. Acta Acad. Leopoldin. Bd. 42, Nr. 5 (1881).

5) H. Hoffmann, Icon. Analyt. III, p. 70.

§ 28. Beinahe in sämmtlichen Fällen erfolgt die Befreiung der Sporen aus dem Ascus wenn sie die Reife, d. h. die volle Ausbildung erreicht haben, welche normaler Weise dem Eintritt der Keimung vorausgeht. Je allgemeiner und anscheinend selbstverständlicher diese Regel ist, um so auffallender sind einige Ausnahmen von derselben, in welchen die Sporen, sei es auf Kosten der Umgebung sei es auf Kosten in ihnen selbst enthaltener Reservestoffe, nach ihrer Entleerung aus dem Ascus noch erheblich wachsen bevor sie den streng genommen als Reifezustand anzusprechenden Grad der Ausbildung erreicht haben. Besonders auffallend verhält sich in dieser Beziehung Elaphomyces [1], indem hier die Sporen, innerhalb des Gesammtbehälters, nach der Entleerung aus den schwindenden Ascis noch etwa auf die doppelte vorherige Grösse heranwachsen, ohne dabei ihre Structur sehr wesentlich zu verändern. Minder auffallend findet Aehnliches bei Eurotium und wohl auch bei Sphaerophoron und Calycieen (Acolium ocellatum) statt.

§ 29. C o m b i n a t i o n e n verschiedener im Vorstehenden beschriebener Modi der Bildung und Abtrennung von Fortpflanzungszellen bringen die Erscheinung zu Stande, welche oben mehrfach mit dem Namen septirte Sporen, besser jedenfalls z u s a m m e n g e s e t z t e S p o r e n, S p o r a e c o m p o s i t a e, bezeichnet worden ist. Dieselbe besteht darin, dass eine Sporen m u t t e r z e l l e oder - I n i t i a l z e l l e entweder acrogen oder endogen (speciell in einem Ascus) angelegt und dann durch eine oder mehrere successive Zweitheilungen mit festen Scheidewänden zu einem mehrzelligen Körper wird, in welchem jede Zelle eine selbständig keimfähige Spore ist. Ein solcher zwei- bis vielzelliger aus Sporen gebildeter Körper kann auf seinem Träger persistent bleiben, oder er wird nach einem der beschriebenen Modi abgeschnürt (vgl. Fig. 34, p. 71) oder entleert, während seine Glieder in festem Zusammenhang bleiben; letzteres wenigstens in den bei weitem meisten und maassgebenden Fällen. Er verhält sich daher in diesen Beziehungen vielen einfachen Sporenzellen gleich und für Gestalt und Grösse gilt gewöhnlich das Nämliche. Hierzu kommt weiter, dass ausserordentlich häufig bei ganz nahe verwandten Arten und selbst bei demselben Individuum die morphologisch genau gleichwerthige Zelle das eine Mal ungetheilt zur Einzelspore, das andere Mal durch Theilung zum mehrzelligen Sporenkörper wird. Beispiele hierfür sind die Teleutosporen von Uromyces und Puccinia; die Gonidien von Gonotabotrys (einzellig) und Arthrobotrys (zweizellige Körper, vgl. Fig. 21, p. 50) und viele ähnliche; und ganz besonders unzählige Ascomyceten mit typisch achtsporigen Ascis, in welchen die acht Sporenanlagen das eine Mal zu ebensovielen einfachen Sporenzellen (Fig. 39, 43, 45) das andere Mal zu vielzelligen, als solche entleert werdenden Körpern (Fig. 46, 47) heranwachsen.

Diese Thatsachen haben zu dem Sprachgebrauch geführt, welcher einerseits von einfachen einzelligen Sporen andrerseits von scheidewandführenden septirten, mehrzelligen (multiloculares, cellulosae Corda, Semen multiplex Tulasne) redet. Wenn der Ausdruck Spore nicht nach Einzelfällen verschiedene sondern eine allgemein geltende Bedeutung haben soll — und das muss

1) Vgl. de Bary, Fruchtentw. d. Ascomyceten, p. 33.

er — so kann er verständiger Weise nur für die keimfähige Einzelzelle angewendet werden; Ausdrücke wie mehrzellige Sporen sind daher einfach Unsinn, diesen gänzlich zu beseitigen würde wohl nur durch Begründung einer gänzlich neuen Terminologie möglich sein, ein aus vielen Gründen aussichtsloses Beginnen. Ihn wenigstens nach Möglichkeit zu mildern ist mit Anwendung des oben vorangestellten Ausdrucks zusammengesetzte Spore und seinen Consequenzen möglich. Je nach den Einzelfällen ist die Zahl der zusammensetzenden Einzelsporen (Theilsporen, Merísporen, Glieder) eine ungleiche — zweizählig zusammengesetzte Sporen z. B. bei Puccinia, Arthrobotrys, Anaptychia ciliaris, dreizählige bei Triphragmium, vielzählige bei Phragmidium, Pleospora, Sphaeria Scirpi u. s. w.; — und die Anordnung ein- bis mehrreihig u. s. f.

Ich habe auf vorstehend Gesagtes schon oft aufmerksam gemacht[1]), natürlich ohne Erfolg gegenüber der die beschreibende Terminologie beherrschenden Macht der Gewohnheit und Gedankenlosigkeit. Die ganze Sache lässt sich völlig klar darstellen und ausdrücken, wenn man von dem hier überall vorangestellten Begriff Spore ausgeht und sagt, Sporen entstehen aus ihren Anfängen, Anfangszellen, Initialen, diese natürlich wieder aus ihren Mutterzellen wie Asci u. s. w. Morphologisch gleichwerthige Initialen können im Falle *A* direct zur Spore werden; im Falle *B* durch Theilung zu den Aggregaten von Sporen, welche oben zusammengesetzte Sporen heissen, besser etwa mit dem früher vorgeschlagenen Ausdruck Sporengruppen, -Bündel, Sporidesmen bezeichnet würden. Die Beschreibungen würden sich hiernach klar und kurz, und ohne dass sich ihr Autor vor jedem aufmerksam nachdenkenden Anfänger schämen müsste, gestalten lassen. Man versuche es nur einmal.

Dass die zusammengesetzten Sporen durch gewöhnliche scheidewandbildende Zel-

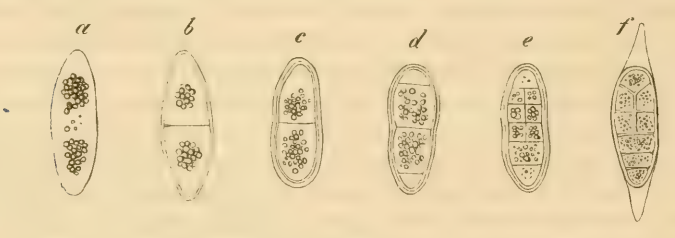


Fig. 49.

lenzweitheilung ihrer Initialen entstehen, wie Fig. 49 darstellt, ist von Strasburger neuerdings[2]) wieder bestätigt worden. Auf Körbers[3]) Sporoblasten und ihre Consequenzen gehe ich daher hier nicht weiter ein. Für die Cordyceps-Formen,[4]) deren lang fadenförmige Initialen sich in eine sehr grosse Zahl kurz-cylindrischer Einzelsporen theilen, ist noch fraglich ob diese Theilung simultan oder durch successive Zweitheilungen erfolgt. Bei diesen Pilzen zerfallen überdies die zu acht in einem Ascus entstandenen zu-

Fig. 49. Sphaeria Scirpi DC. *a—e* Entwickelungsstadien der Sporen, 390fach vergr. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben; alle nach Exemplaren gezeichnet, welche sich im Innern frisch freigelegter, unversehrter Asci befanden. *f* reife, entleerte zusammengesetzte Spore, 350mal vergr., nach Pringsheim.

1) Brandpilze (1853); Flora 1862, p. 63. Vgl. 1. Aufl. p. 123.
2) Zellbildg. und Zelltheilg. 3. Aufl. p. 51.
3) Syst. Lichen. German. Einleitung.
4) Tulasne, Carpol. III, Botan. Zeitg. 1867, 1.

sammengesetzten Sporen nach der Entleerung spontan in ihre zahlreichen Einzelglieder und jedes dieser vermag für sich allein zu keimen; also zerfallende Sporengruppen. Das Zerfallen kann auch schon im Innern des Ascus stattfinden. Nach der üblichen Terminologie würde man hier sagen müssen jede Spore zerfällt in viele keimfähige Sporen. Bei nächstverwandten Genera, z. B. Claviceps, bleiben die fadenförmigen Sporen bis nach der Keimung ungetheilt und treiben Keimschläuche. Auch die Sporen von Cenangium fuliginosum Fr. verhalten sich wie die von Cordyceps, während die der verwandten Cenangien nicht in Glieder zerfallen (Tulasne, Ann. sc. nat. Tom. XX, 3e Sér., p. 135). De Notaris (Microm. ital. Dec. V, in Mem. R. Acad. d. Torino) stellt das Zerfallen auch bei Sporormia fimetaria Not. dar.

II. Bau der reifen Sporen.

§ 30. Bei Betrachtung des Baues der reifen Spore ist zu unterscheiden zwischen den bewegungslosen und den spontan beweglichen oder Schwärmsporen.

Erstere bilden die bei weitem grösste Mehrzahl; alles in den vorstehenden §§ über Sporenentwickelung und Entleerung gesagte, mit Ausnahme von § 18 *a* und 20 *a* bezieht sich nur auf sie. Zur Zeit der Reife sind sie Zellen von im Einzelnen äusserst mannichfaltiger Form, meist wohl rund oder länglich, aber auch, wie z. B. bei Claviceps u. a. zum lang cylindrischen Schlauche gestreckt.

Sie haben zur Zeit der Reife und meist schon lange vorher eine feste Zellmembran und diese lässt in sehr vielen Fällen zwei Lagen unterscheiden: Aussenhaut, Episporium oder Exosporium und Innenhaut, Endosporium, von denen die eine und die andere wiederum geschichtet sein kann. Bei zarten oder kleinen Sporen ist diese Sonderung in zwei Lagen nur sehr schwer, oder vor der Keimung gar nicht zu erkennen; manchmal selbst zu keiner Zeit (Exoascus). Die Sporenwand, alsdann oft schlechthin Episporium genannt, stellt in diesen Fällen eine einfache, farblose oder gefärbte Membran dar.

In den zahlreichen Fällen deutlicher Sonderung stellt die Aussenhaut meistens eine derbe Membran dar, welche oft in der verschiedensten Weise und Intensität gefärbt, seltener ganz farblos ist, und von deren Färbung in den meisten Fällen die der ganzen Spore herrührt. Die Oberfläche derselben ist entweder ganz glatt (z. B. bei den meisten Puccinia-Teleutosporen, vielen Pezizen), oder häufiger wohl mit nach aussen vorspringenden Verdickungen von der Gestalt von Warzen, Stacheln, Runzeln, netzförmig verbundenen Leisten versehen, deren Dicke und Höhe je nach den einzelnen Species wechselt, von den zartesten punktförmigen Erhebungen (z. B. Gonidien von Puccinia coronata, Eurotium etc.) und Netzleistchen (Peziza aurantia, Puccinia reticulata) an bis zu den dicksten Warzen (Genea), Stacheln (Tuber melanosporum, Octaviania, Triphragmium echinatum) oder netzförmig verbundenen Kämmen (Tuber aestivum). Die Aussenhaut ist dabei entweder homogen oder geschichtet. Bei den acrogen gebildeten Sporen ist sehr oft eine dünne äusserste Schichte von dem Uebrigen unterscheidbar, von der die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass sie die ursprüngliche zarte Membran der Sporenanlage darstellt, welche mit der Spore herangewachsen ist, und an deren Innenseite sich die andern Schichten gebildet haben. Dieser äusseren Umkleidung, man

kann sie die primäre Schicht nennen, gehören oft (z. B. Uredosporen, Corticium amorphum) die Prominenzen der Aussenfläche ausschliesslich an. Auch die zusammengesetzten oder septirten Sporen werden meist von der mit ihnen wachsenden Mutterzellhaut wie von einem knapp anliegenden Sacke umzogen (Fig. 51 *t*). Bei manchen Episporien findet neben oder anstatt der Schichtung Sonderung in zur Oberfläche rechtwinkelige Partien ungleicher Dichtigkeit statt: Streifung oder Areolirung. Fischer von Waldheim[1]) gibt solches z. B. für Ustilagineen an. Besonders schön erscheinen die Episporien der Aecidien von Phelonites strobilina, Peridermium Pini, Caeoma pinitorquum, Chrysomyxa und



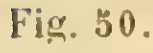


Fig. 50.



Fig. 51.

anderen Uredineen wie aus kleinen, auf der Sporenoberfläche senkrecht stehenden, prismatischen, dichteren Stäbchen zusammengesetzt welche durch schmalere Streifen minder dichter durchsichtigerer Substanz verbunden werden. (Fig. 50). Die gewölbten äusseren Enden der Stäbchen ragen als Wärzchen nach aussen vor. Am schönsten sieht man diese Structur, wenn die genannten Episporien durch Einwirkung von Schwefelsäure aufquellen[2]).

Das Endosporium stellt eine meist farblose oder doch weit blasser als die

Fig. 50. Chrysomyxa Rhododendri. Basidie mit aufsitzender Sporenkette aus einer Aecidium-Frucht. Erklärung im vorstehenden Text u. S. 76. Vergr. 600.

Fig. 51. Puccinia Graminis. Stückchen eines Hymeniums. *u* Uredosporen mit 4 Keimporen im Aequator. *t* ein Teleutosporenpaar, die obere mit einem Keimporus im Scheitel. Vergr. 390.

1) Fischer von Waldheim vgl. § 56 u. ff.

2) Vgl. Reess, die Rostpilzformen d. d. Coniferen. Auch Bot. Zeitg. 1879. p. 803.

Aussenhaut gefärbte, glatte, homogene oder geschichtete Haut dar; es ist von dem Epispor meist durch grössere Weichheit und Zartheit, doch keineswegs immer durch geringere Dicke unterschieden.

Manche Pilzsporen lassen in ihrer Membran Poren oder Tüpfel erkennen, welche meist in bestimmter, bei der einzelnen Species nur zwischen sehr engen Grenzen schwankender Zahl und in regelmässiger Stellung und Vertheilung auf der Sporenoberfläche auftreten. Viele derselben dienen den schlauchförmigen Ausstülpungen, welche beim Keimen aus der Spore hervortreten, als Austrittsstelle und können daher als Keimporen bezeichnet werden; anderen kommt diese Bedeutung nicht zu, sie mögen einfach Tüpfel oder Poren heissen. Die Lage dieser Poren in der Membran ist nach den Einzelfällen verschieden. Die Sporen von Sordaria fimiseda deNot. z. B. haben in ihrem Scheitel einen nur von der äussersten Membranschicht geschlossenen Keimporus (vgl. S. 112, Fig. 52). Die Keimporen der Uredosporen, welche ich untersucht habe, z. B. derer von Puccinia und Uromyces, sind scharf umschriebene, runde Löcher in dem Endosporium; aussen werden sie von dem darüber hinziehenden Episporium geschlossen. Die in den Teleutosporen derselben Genera befindlichen sind, soweit es entschieden werden konnte, Tüpfel im Epispor, welche jedoch dieses nicht bis in seine äussersten Schichten durchbrechen; auf der Innenseite scheinen sie durch das undurchbrochene Endosporium geschlossen zu sein. Einen für die Keimung bedeutungslosen Tüpfel zeigen manche, vielleicht viele Uredosporen (z. B. Puccinia graminis) an ihrer Anheftungsstelle (s. Fig. 51). An der gleichen Stelle sind die Sporen mancher Basidiomyceten (z. B. Hymenogaster Klotzschii) mit einem Tüpfel versehen, welcher dem Episporium anzugehören seint. Die meisten Basidiomycetensporen haben an dieser Stelle keinen Tüpfel, sondern sind in ein Stielchen vorgezogen welches Corda (Anleitg. p. XXXII) mit einem Tüpfel verwechselt hat. So viel ich bei dem grosssporigen Corticium amorphum (vgl. Fig. 30) erkennen konnte, ist dieses Stielchen der Hauptsache nach eine Fortsetzung oder Ausstülpung des Endosporiums, über welche sich das Epispor nicht oder nur als dünnes Häutchen fortsetzt; das Stielchen selbst zeigt ein enges Lumen, oder die Membran ist ihm bis zum Verschwinden des letzteren verdickt. Ein Keimporus ist bei den in Rede stehenden Sporen an der Insertionsstelle wohl nie vorhanden. Bei Coprinus liegt ein solcher nach Brefeld (Schimmelpilze III) im Scheitel.

Manche Ustilagineen, zumal Ustilago receptaculorum, zeigen ferner das Episporium mit einem breiten, oft $^1/_4$ bis $^1/_3$ des Sporenumfangs einnehmenden helleren Flecke versehen, welcher einer dünneren, allmählich in die stärker verdickte und dunkler gefärbte übrige Wand übergehenden Stelle entspricht.

Als letztes Beispiel seien hier noch die zierlichen Streifen auf den ovalen Sporen von Ascobolus furfuraceus und Verwandten erwähnt. Sie sind nach Janczewski spaltenförmige nicht völlig offene dünne Stellen, welche in dem violetten Episporium longitudinal verlaufen und oft spitzwinkelig anastomosiren. Das farblose Endosporium ist glatt, homogen und undurchbrochen[1]).

1) Vgl. Boudier l. c. Janczewski, Bot. Zeitg. 1871, 768.

Die verschiedenen Schichten und Häute der Sporenmembran, von denen bisher die Rede war, entwickeln sich, soweit die vorliegenden Beobachtungen reichen, in derselben Weise und Aufeinanderfolge wie die pflanzlichen Zellmembranen und ihre Schichten überhaupt. Es liegt daher kein Grund vor, auf ihre Entstehungsgeschichte hier ausführlicher einzugehen, als dies in den vorigen Abschnitten schon geschehen ist.

Eine Menge von Pilzsporen zeigt ausser den beschriebenen Membranen auf ihrer Oberfläche Umhüllungen oder Anhängsel, welche aus einer farblosen, durchsichtigen, unter Einwirkung von Wasser stark quellenden und meist rasch zerfliessenden und verschwindenden, durch wasserentziehende Reagentien schrumpfenden Gallerte bestehen. Sie mögen als Gallerthülle, Gallertanhängsel bezeichnet werden. Sie finden sich sowohl bei den in Ascis gebildeten, als bei acrogenen, bei einfachen und zusammengesetzten Sporen.

Von Ascosporen sind die vieler Sphaeriaceen (z. B. Massaria, vgl. Fresenius, Beitr., Tulasne, Carp.; ferner Sphaeriae spec., vgl. Sollmann, Bot. Ztg. 1862, 63; Xylaria pedunculata, zuerst erwähnt von Berkeley, 1838, in Magaz. of Zool. and Bot. Vol. II, p. 224, vgl. Tul. Carp. II; Fuckels Hypocopren und Coprolepen) mit einem verschieden breiten, sehr zart umschriebenen Gallerthof rings umgeben. Aehnlich verhalten sich Rhytisma Andromedae, Hysterium nervisequum und andere Hysterineen. Die zusammengesetzte Spore von Sphaeria Scirpi ist in einen zarten durchsichtigen Sack eingeschlossen, der den Seiten eng anliegt, an jedem Ende dagegen zu einem lang kegelförmigen Anhängsel ausgezogen ist. (Fig. 46, 49. Pringsheim, Jahrb. I, Taf. 24). Anhängsel von pfriemenförmiger oder halbkugelig-buckeliger Gestalt zeigen die Enden der Sporen vieler anderer Sphaerien, z. B. Arten von Valsa, Melanconis (vgl. Tulasne, Carp. II, Fresen. Beitr. Taf. VII, 22, 21). Auf der einen Seite der kugeligen Sporen von Peziza melaena und der ovalen von Ascobolus furfuraceus P. und mehreren seiner Nächstverwandten[1]) liegt dem Episporium ein halblinsenförmiger, nach der Entleerung der Sporen in Wasser zu halb- und ganz kugeliger Form aufquellender Gallertanhang an; Peziza convexula und Ascob. immersus P. (Coemans l. c.) zeigen das ganze Epispor von einem breiten Gallerthof umzogen. Auch die gemeinsame Hülle, welche wie ein Sack die 8 oder 16 Sporen in dem Ascus der als Saccobolus unterschiedenen Ascoboli einschliesst, dürfte hierher gehören.

Von den acrogenen Sporen zeigt z. B. die als Myxocyclus confluens Riess beschriebene Form (vgl. Tul., carp.; Fresenius, Beitr.) einen breiten Gallerthof um die grossen zusammengesetzten Sporenkörper. Die Sporenköpfchen von Acrostalagmus, die aus dicht gehäuften ästigen Sporenketten gebildeten Köpfchen von Myriocephalum botryosporum sind in eine massige Gallerthülle eingeschlossen, und so liessen sich viele Beispiele anführen. Auch an die anscheinend homogene, meist sehr zerfliessliche Gallerte, von welcher die Gonidienlager unzähliger Ascomyceten bedeckt und welcher die Sporen eingebettet sind, ist hier zu erinnern. Vgl. oben, S. 75.

---

1) Vgl. Boudier, Ann. sc. nat. l. c.

Die morphologische Bedeutung der verschiedenen Anhängsel ist noch durch die Entwickelungsgeschichte genauer festzustellen. Die Gallerthöfe und massigen Gallertumhüllungen ganzer Hymenien dürften bei acrogenen Sporen wohl jedenfalls gallertige äussere Sporen- oder Sporenmutterzellhäute sein, oder das Product des Zusammenfliessens solcher. Für viele in Ascis erzeugte Sporen ist es a priori wahrscheinlich, dass die Anhängsel und Gallerthöfe gleichfalls partielle Verdickungen der äussersten Membranschicht sind, oder in einer gelatinösen Beschaffenheit der ganzen äussersten Lage ihren Grund haben. Auch sprechen hierfür Sollmans Angaben[1]), die aber wegen der in ihnen herrschenden Verwirrung der ersten histiologischen Schulbegriffe unzuverlässig sind. Der Sack, welcher die Spore von Sph. Scirpi umgibt, ist entschieden die primäre äusserste Membranschicht, welche der Spore zuerst überall knapp anliegt und sich mit der Reife an den Enden zu den kegelförmigen Anhängen ausdehnt. Zopf[2]) behauptet, dass solche Gallertanhängsel, speciell bei Sordarien »bei der Sporenbildung nicht zur Verwendung kommende Plasmamassen darstellen«, also, deutlicher ausgedrückt, direct hervorgehen aus dem im Ascus zur Anlage der Sporen nicht verwendeten Plasma. Diese Ansicht ist insofern nicht ganz neu, als sie schon von Kützing[3]) für die ganzen Episporien von Tuber ausgesprochen wurde. Sie ist auch, zumal nach Analogie der Oosporenentwickelung von Peronospora (Cap. V.) sehr bemerkenswerth, sowohl für die Gallertanhänge als für Episporien überhaupt. Sie bedarf aber noch eines präcisen Nachweises.

Anhängsel andern Ursprungs als jene gallertigen sind den Ascussporen von Sordaria fimiseda, coprophila u. A.[4]) eigen, und zwar zusammen mit den gallertigen. Die Sporen erstgenannter Species z. B. sind in der ersten Anlage zarte, ovale, unten in einen cylindrischen Stiel ausgezogene, protoplasmareiche Zellchen. Unter steter Vergrösserung aller ihrer Theile tritt zuerst an beiden Enden eine weich gallertige und fein längsgestreifte Verdickung ihrer Membran auf, die in Form eines spitz conischen, meist hakig gekrümmten Fortsatzes nach aussen vorragt und mit der übrigen Spore an Grösse zunimmt. Hat die Spore ihre Ausdehnung vollendet, so rückt das Protoplasma grösstentheils aus dem cylindrischen unteren in den ovalen oberen Theil; letzterer grenzt sich von jenem dann durch eine Querwand ab, seine Membran erhält Verdickungsschichten und allmählich schwarzviolette Farbe, während jener als ein hyaliner cylindrischer Stiel mit der dunkeln Spore in Verbindung bleibt (vgl. Fig. 52). Als solche, aus steril bleibenden Schwester- oder Nachbarzellen entstehende Appendices könnten hier noch genannt werden die in Cap.V. näher zu besprechenden Hüllzellen an den Sporenknäueln von Urocystis. Die von Tulasne (Carpol. I, p. 80) als fadenförmige Appendices beschriebenen, innerhalb des Ascus ausgetriebenen Keimschläuche von Sphaeria praecox dürften kaum hier anzuschliessen sein.

1) Bot. Zeitg. 1862 und 1863.
2) Sitzber. d. Naturf. Freunde, Berlin 17. Febr. 1880.
3) Philosoph. Botanik, p. 236.
4) Vgl. Woronin, Beitr. III. Winter, die deutschen Sordarien. Halle 1873.

Auf die physiologische Bedeutung der gelatinösen Anhängsel, als Organe welche der Befestigung ascogener Sporen aneinander und an den Scheitel des sich streckenden Ascus dienen können, wurde, nach Zopf's Vorgang, schon oben hingewiesen. Dieselbe ist evident für die Sordarien, wo die dunkeln Episporien sämmtlicher Sporen eines Ascus sich berührend in einer Reihe hintereinander liegen und die conischen Gallertfortsätze eines jeden denen der nächstangrenzenden fest anhaften oder dieselben umschlingen. In wieweit solche Bedeutung auch für andere Fälle gilt, bedarf noch weiterer genauerer Untersuchung.



Fig. 52.

Von dem chemischen Verhalten der Sporenmembranen kennt man nur vereinzelte Thatsachen, an einer umfassenderen Bearbeitung fehlt es noch. Vielerlei Details hat Hoffmann (Pringsheim's Jahrb. II, p. 308) zusammengestellt.

Die meisten Sporenmembranen sind nach der übereinstimmenden Angabe

Fig. 52. Sordaria fimiseda de Not. Entwickelung der Sporen, Entwickelungsfolge den Buchstaben entsprechend. Alle Figuren gleich stark, nämlich 390fach vergr. *a*—*f* aus frisch freigelegten unversehrten Ascis; *f* ausgewachsen, aber mit noch durchsichtiger, gelbbrauner Membran, oben der Keimporus deutlich. *g* reife, entleerte Spore, Membran dunkel schwarzviolett.

aller Beobachter durch ihre grosse Widerstandsfähigkeit gegen Zersetzung und gegen heftig einwirkende Agentien, zumal concentrirte Mineralsäuren ausgezeichnet. Viele werden selbst von concentrirter Schwefelsäure nur wenig angegriffen, durchschnittlich um so weniger, je intensiver sie gefärbt sind, und, was damit zusammenhängt, das Episporium meist weniger als das Endosporium. Andere quellen in der genannten Säure mehr oder minder stark oder verschwinden gänzlich. In sehr vielen Fällen ist Anwendung von concentrirter Schwefelsäure ein vortreffliches Mittel, um feinere Structurverhältnisse des Epispors deutlich zu machen, theils weil dieses in derselben durchsichtiger, theils weil die anderen Theile zerstört werden oder aus dem spontan berstenden oder leicht zu sprengenden Epispor austreten.

Durch kochende Kalilösung werden die gefärbten Episporien in der Regel mehr oder minder zerstört, die netzförmig verdickte Aussenmembran von Tuber aestivum nach Schacht (Anat. und Phys. II, 193) vollständig; ebenso die fein warzige äusserste Schicht vieler Uredineensporen (de Bary, Brandpilze). Die erwähnten Membranen gleichen daher in ihrem Verhalten gegen Reagentien einigermaassen der Cuticula höherer Gewächse. Ob sie jedoch mit dieser auch in anderen als der genannten Reaction übereinstimmen, also der Korksubstanz nahe zu stellen sind, ist noch zu untersuchen.

Mit wenigen, nachher zu nennenden Ausnahmen werden die Membranen der Sporen auch nach Maceration mit Kali oder Schulze'scher Mischung durch Jod und Schwefelsäure gelb oder gar nicht, nicht blau gefärbt; sie gleichen hierin der Mehrzahl der Pilzhyphen.

Das Gesagte gilt sowohl für die einzelnen, einfachen Sporen im strengen Sinne des Wortes, als für die zusammengesetzten.

Die Gallerthüllen und Anhänge und die übrigen gelatinösen Schichten, von denen oben die Rede war, verhalten sich gegen Reagentien den gleichnamigen Körpern anderer Organe und Gewächsclassen gleich. Sie sind in der Regel sehr vergänglich und werden rasch unkenntlich, wenn die Sporen in oder auf Wasser gesät werden.

Besondere, hier nicht näher zu beschreibende Eigenthümlichkeiten zeigen die von Boudier und Janczewski (l. c.) genauer studirten gefärbten Episporien der Ascoboli.

Der Cellulose höherer Gewächse vollkommen gleich, auch gegen Jod und Schwefelsäure, verhält sich die ganze Membran der acrogenen Sporen von Peronospora. Durch wässerige Jodlösung allein wird die ganze Sporenwand von Currey's Amylocarpus intensiv blau gefärbt, ebenso die Gallerthülle der Sporen von Xylaria pedunculata (s. Tul. Carpol. I, II). Bei den Sporen von Corticium amorphum Fr. (Fig. 30) färbt sich die äusserste fein stachelig warzige Schichte des Episporiums durch wässerige Jodlösung schön hellblau, durch Jod und Schwefelsäure dunkelblau; ihre Stachelchen nehmen an der Färbung Theil, die innere, mächtigere Schichte des Episporiums und das Endospor bleiben ungefärbt.

Die Membran der Pilzsporen umschliesst einen dichten anscheinend homogenen oder mit Körnern oder Fetttropfen verschieden reichlich durchsäten Protoplasmakörper. Derselbe erscheint bei Betrachtung der einzelnen Spore

mit dem Mikroskope in der Regel farblos, seltener ist er durch eingelagerte Pigmente gefärbt.

Das Fett, welches er in vielen Fällen enthält, tritt häufig in Form grosser kugliger Tropfen auf; bei Peziza Acetabulum, Helvella elastica z. B. nimmt ein solcher, oft noch von kleineren umgeben, die Mitte der Spore ein. In vielen anderen Fällen sind kleinere Oeltröpfchen in dem Protoplasma regellos vertheilt, oder in ziemlich constanter Zahl an bestimmte Orte gestellt. Der bekannteste und auffallendste Fall dieser Art findet sich in den elliptischen Sporen von Peziza vesiculosa, Sclerotiorum, Helvella esculenta (Fig. 58) und ähnlichen, welche in den Brennpunkten in der Regel je einen, seltner zwei Oeltropfen zeigen. Bei P. tuberosa und hemisphaerica sah ich an denselben Punkten bei Anwendung von Jod runde oder unregelmässige, vorher nicht sichtbare Körper erscheinen, welche die rothbraune Glycogenfarbe annahmen, während der übrige Inhalt gelb wurde.

Von den feineren Körnchen welche in dem Protoplasma oft reichlich enthalten sind, dürfte gleichfalls ein grosser Theil aus emulsionsartig vertheiltem Fette bestehen[1]). Auch das rothgelbe Pigment der Uredineensporen und jener von Pilobolus ist hier, im Anschluss an die Fette nochmals zu nennen. Vgl. oben, p. 7.

Der Zellkern ist in denjenigen Sporen wo man ihn in der Jugend findet, auch zur Zeit der Reife oft noch zu unterscheiden; doch trifft dies nicht in allen Fällen zu, selbst da, wo das Protoplasma nicht durch Körnchen oder grosse Oeltropfen getrübt ist.

Wie oben erwähnt, sieht man in manchen acrogenen Sporen (z. B. Hymenomyceten, Uredineen-Teleutosporen) in der Mitte des Protoplasmas einen helleren kugeligen Körper, von welchem es noch unentschieden ist ob er als Kern oder als Vacuole bezeichnet werden muss. —

Aeltere Autoren (vor 1863) haben als »Kerne« meist Fetttropfen beschrieben, deren wahre Qualität durch Reagentien leicht ins Klare zu bringen ist. Corda und Tulasne (Carpol.) nennen dagegen den ganzen Protoplasmakörper der Spore Kern, nucleus, was an und für sich recht gut sein mag, aber mit Rücksicht auf die hier jedenfalls in erster Linie maassgebende Zellenterminologie zu verwerfen ist.

Der Protoplasmakörper der Spore ist im frischen Zustande wasserreich und nimmt, wenn trocken, Wasser aus der Umgebung rasch auf. Unter dem Mikroskop erscheint eine im Wasser liegende Spore von ihm turgescent angefüllt. Beim Austrocknen schrumpft er, und bei zartwandigen Sporen sinkt die Membran mit ihm ein, entweder unregelmässig oder indem sie sich in bestimmter Form abplattet; kugelige oder ovale Sporen nehmen dabei die Gestalt einer concavconvexen Linse an, deren Ränder sich oft noch derart gegeneinander krümmen, dass das Ganze Kahnform erhält. Derbwandige Sporen verändern ihre Form beim Austrocknen weniger oder gar nicht. In manchen Fällen tritt im Innern des austrocknenden Protoplasmakörpers eine Luftblase auf; z. B. Peziza abietina, melaena, Sordaria-Arten, Melanospora parasitica u. a. m.,

1) Vgl. Hoffmann, in Pringsh. Jahrb. II, 308 ff.

auch bei den Gonidien von Cystopus (Hoffmann) und bei den in Ruhesporen von Protomyces macrosporus. Dies rührt daher, dass in dem Inhalt der frischen turgescenten Spore Luft — d. h. irgend ein Gas — gelöst ist, welches frei wird sobald der Wassergehalt auf ein bestimmtes Maass vermindert wird; denn die gleiche Erscheinung tritt auch ein, wenn man auf unter Wasser liegende Sporen wasserentziehende Flüssigkeiten, wie Alkohol, Glycerin, Schwefelsäure einwirken lässt; die Luftblase verschwindet wieder wenn genannte Reagentien wiederum durch Wasser ersetzt werden.

Die Sporen vieler Phycomyceten haben die Eigenschaften von autonom beweglichen Schwärmzellen, Schwärmern, heissen daher Schwärmsporen oder thierähnlich bewegliche, Zoosporen. Dieselben entstehen überall endogen durch simultane Theilung (§ 18) und werden mittelst des § 20 beschriebenen Quellungsprocesses aus der Sporangiumzelle entleert. Ihre Entstehung und ihre Entwickelung bis mindestens zur Keimung findet nur unter Wasser statt; die betreffenden Arten sind theils wasserbewohnende, theils müssen wenigstens ihre Sporangien zum Behufe der Sporenbildung in Wasser kommen. Die Schwärmsporen der Pilze sind im allgemeinen rundliche oder ovale, einer festen Cellulosemembran entbehrende Protoplasmakörper. Sie führen meist eine oder einige Vacuolen, von bestimmter, je nach Species verschiedener Anordnung; ein Zellkern ist neuerdings überall wo man ihn suchte und die Grössenverhältnisse es gestatteten, in ihnen gefunden worden. An einem bestimmten Orte ihrer Oberfläche entspringen, als Fortsätze der peripherischen Protoplasmaschichte, eine oder zwei lebhaft schwingende dünne Cilien oder »Geisseln« und mit Hülfe dieser zeigt die Spore im Wasser um die eigene Mitte rotirende Bewegung und gewöhnlich rasche, einem Umherschwärmen verglichene Locomotion. Zu diesen Bewegungen kommt bei den meisten Chytridien und Monoblepharis eine mit ihnen abwechselnde undulirende, »amöboide« Aenderung des Umrisses. Der Mechanismus aller dieser Bewegungen ist hier so wenig wie für anderweitige Schwärmzellen bekannt. Dieselben beginnen bei manchen Formen (z. B. Saprolegnia, Pythium, Chytridieen) schon innerhalb des Sporangiums kurz vor der Entleerung, und alsdann sind auch schon hier die Cilien vorhanden; in anderen Fällen (z. B. Achlya, Cystopus) treten Cilien und Bewegung erst nach dem Austritt ins Wasser auf. Die Bewegung dauert, unter günstigen Bedingungen, bei den Pilzschwärmsporen meist nur kurze Zeit, selbst nur eine oder wenige Minuten; es tritt dann Ruhe ein, Einziehung oder Schwinden der Cilien, Bildung einer zarten Cellulosemembran und alsdann Keimung oder in besonderen Fällen andere, nachher zu nennende Veränderungen. Die Richtung der Locomotion wird in den meisten hierher gehörigen Fällen durch die Richtung einseitig einfallender Lichtstrahlen nicht beeinflusst. Letzteres findet aber statt bei bestimmten Chytridieen: Polyphagus und Chytridium vorax[1]), die Sporen dieser sind phototactisch; eine Erscheinung welche darum besonders bemerkenswerth ist, weil die genannten Pilze als Parasiten gleichfalls phototactische chlorophyllbildende

---

1) Nowakowski und Strasburger. Vgl. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen, Jena 1878.

Schwärmzellen, nämlich Euglena und Haematococcus befallen und durch die bezeichnete Eigenschaft in den Stand gesetzt werden den Bewegungen ihrer Wirthe zu folgen und diese zu erreichen.

Eine Discussion über den noch wenig bekannten Mechanismus der Schwärmsporenbewegung wäre hier nicht am Platze weil sie die der Untersuchung besser zugänglichen gleichnamigen Erscheinungen bei Algen herbeiziehen müsste.

Die meisten Pilzzoosporen (Fig. 53) sind oval oder rundlich linsenförmig, mit dickem stumpfem Rande, an dem bei der Locomotionsbewegung vorangehenden Ende oft zugespitzt, die eine Fläche convex, die andere leicht concav, so dass Profilansichten Bohnenform zeigen. An der concaven Seite liegt in der Mittellinie, dem vordern Ende etwas näher als dem hintern, ein rundlicher heller Fleck, eine dicht unter der Oberfläche liegende Vacuole in dem körnigen Protoplasma, und von dem vordersten und dem hintersten Rande dieses entspringt je eine lange Cilie, die vordere bei der Bewegung vorwärtsgerichtet, die hintere rückwärts und nachgeschleppt. Bei Phytophthora infestans



Fig. 53. Fig. 54.

entspringen, nach älteren (vielleicht der Revision bedürftigen) Untersuchungen beide Cilien von einem, am Hinterrande des hellen Flecks gelegenen Punkte.

Diese »bohnenförmigen« Zoosporen sind den Peronosporeen und Saprolegnieen eigen. Aehnliche (nicht gleiche) Formen kommen einzelnen Chytridieen zu; vgl. § 46. Bei den Gattungen Achlya, Achlyogeton und Aphanomyces werden die Sporen ohne Cilien und autonome Bewegung aus einer Mündung des Sporangiums entleert und vor der Mündung dieses in die Oberfläche einer Hohlkugel, in dichter seitlicher Verbindung mit einander, zu einem Köpfchen geordnet. Sowie sie aus dem Behälter in die Kugelfläche treten, nehmen sie selber Kugelform an und erhalten eine feste zarte Cellulosemembran. Nach mehrstündiger Ruhe wird der Protoplasmakörper aus dieser entleert, um dann die Eigenschaften der bohnenförmigen Schwärmspore anzunehmen. Die Cilien wachsen erst nach der Entleerung langsam an den bezeichneten Orten hervor und in dem Maasse als sie sich entwickeln, stellt sich die Bewegung ein, beginnend als leichtes Hinundherschwanken, nach und nach in lebhaftere Drehungen und schliesslich rasches Fortschwärmen übergehend. In den Sporangien der meisten als Dictyuchus

Fig. 53. Phytophthora infestans (Mont.) *a* Sporangium, in Wasser liegend, nach vollendeter Theilung. *b* Austritt der 10 schwärmenden Sporen aus demselben. *c* Sporen während der Bewegung. *d* solche zur Ruhe gekommen und zu keimen beginnend. Vergr. 390.

Fig. 54. Cladochytrium Iridis. *a* braunhäutige Dauerspore von der Breitseite gesehen, *b* dieselbe um 90° gedreht. In der Mitte eine grosse fettreiche Kugel. *c*—*e* successive Keimungsstadien eines Exemplars; die Innenzelle, nach deckelartiger Oeffnung der braunen Aussenhaut, zum schlauchförmigen Schwärmsporenbehälter entwickelt. *d* Bildung der Sporen vollendet, *e* Austritt derselben. *f* einzelne Schwärmspore. *a*—*e* 375 mal, *f* 600 mal vergr.

unterschiedenen Formen werden, wie oben (§ 18) beschrieben, die Sporen durch festverbundene Cellulosescheidewände getrennt; nach mehrstündiger Ruhe tritt der Protoplasmakörper aus seiner Celluloseumhüllung aus um sich dann wie bei Achlya als Schwärmer zu entwickeln. Der Austritt erfolgt aber nicht durch eine einzige Mündung des Sporangiums, sondern die Sporen durchbohren jedesmal die nächstgelegenen Stellen der Seitenwand des Sporangiums und eventuell auch entleerte Membranen benachbarter Schwestersporen.

Ein ganz eigenthümliches Verhalten ist für die Gattung Saprolegnia Regel. Aus der Mündung des Sporangiums werden die Sporen entleert, sofort beweglich und zwar als eiförmige Körper, deren spitzes Ende bei der Locomotion vorwärts sieht. Dieses Ende ist hyalin und von seiner äussersten Spitze entspringen zwei Cilien. Der breite Hintertheil wird von körnigem Protoplasma gebildet, in welchem dicht unter der Oberfläche, an seitlich äquidistanten Orten eines und desselben Querschnitts, drei kleine hyaline Vacuolen liegen. Nach kurzem, meist nur wenige Minuten dauerndem Schwärmen kommt die Spore zur Ruhe, nimmt Kugelform an und umgibt sich mit einer dünnen Cellulosemembran, um aber später, nach Stunden oder selbst Tagen, den Ruhezustand wieder zu verlassen, indem der Protoplasmakörper wie bei Achlya aus der Membran austritt und sich zur bohnenförmigen Schwärmspore entwickelt. Individuelle Ausnahmen von dieser Dimorphie der einzelnen Spore kommen bei allen Species insofern vor, als eine Spore von dem ersten Ruhezustand aus mit Ueberspringung des zweiten Schwärmens, direct in Keimung übergehen kann.

Die meisten Chytridieen haben kleine runde Schwärmsporen, welche direct beweglich aus dem Sporangium austreten (Fig. 54). Dieselben enthalten in ihrem sonst ziemlich homogenen durchscheinenden Protoplasmakörper einen (als individuelle Ausnahme zwei bis mehr) kugeligen, relativ grossen je nach Species farblosen oder in Nüancen von Gelb bis Roth gefärbten Fetttropfen von excentrischer Stellung; daneben ist in manchen ein (wohl bei allen vorhandener) Zellkern nachgewiesen [1]). An einem Punkte der Oberfläche entspringt eine einzige sehr lange Cilie. Unter plötzlicher Krümmung dieser führt die Spore ruckweise, gleichsam hüpfende Bewegungen aus, welche, zumal gegen Ende der Bewegungszeit, oft mit Perioden längeren Stillstands abwechseln. Dieser Zustand geht in den der Ruhe entweder direct über, oder, in den meisten Fällen, in einen Zustand amöboider, kriechender Bewegung bei welcher die Cilie unsichtbar geworden ist oder nachgeschleppt wird.

Aehnlich den Chytridien scheinen sich nach Cornu die Zoosporen von Monoblepharis zu verhalten. Weitere Details und Abbildungen über diese Dinge vgl. unten, in den von Peronosporeen, Saprolegnieen, Chytridieen handelnden Abschnitten des V. Capitels.

III. Keimung der Sporen.

§ 31. Unter den später zu besprechenden geeigneten Bedingungen von welchen hier nur die Zufuhr von Wasser einstweilen genannt sei, tritt die Keimung der Sporen ein.

Seit Prévost's Mémoire sur la carie und Ehrenberg's Epistola de Mycetogenesi: ist dieselbe für sehr zahlreiche Repräsentanten der meisten Abtheilungen der Pilze bekannt und beschrieben. Wenn die Versuche, sie zu erzielen bisher in bestimmten Fällen misslungen sind, so hat das einerseits vielfach sicher seinen Grund darin, dass für diese besondere, bis jetzt nicht ermittelte Keimungsbedingungen erforderlich sind; denn mit dem Studium und der Feststellung letzterer vermindert sich die Zahl solcher Fälle fortwährend. Andererseits gibt es bei vielen Species neben keimfähigen Sporen andere, nach Ent-

1) Vgl. Strasburger l. c.

stehung und Bau sporenähnliche Zellen, welche den Keimungsversuchen so vollständig widerstehen, dass sie für keimungsunfähig gehalten werden müssen. Auf diese Organe sei hier nur im Vorbeigehen hingewiesen; ihre anderweitige Bedeutung wird besonders im § 70 discutirt werden.

Der morphologische Vorgang bei der Keimung besteht allgemein darin, dass an der Spore Entwicklungserscheinungen auftreten, welche von denjenigen, die zur Reife führen, specifisch verschieden sind.

Diese Erscheinungen können ungleich sein, theils nach den einzelnen Sporenarten, theils selbst bei einer und derselben Spore je nach äusseren Bedingungen. Die frisch gereifte acrogene Spore (Gonidie) von Phytophthora z. B. wird in reinem sauerstoffreichem Wasser zur Mutterzelle von Schwärmsporen (Fig. 53), in Nährstofflösungen tritt dieses meistens nicht ein, sondern dafür Austreibung von Keimschläuchen.

Die Gestaltungserscheinungen beim Keimen gruppiren sich in zwei Hauptkategorien. Erstens wird die keimende Spore, ohne oder mit unbedeutenden Formänderungen Mutterzelle neuer Sporen, wie in den S. 86, 88, 116, Fig. 41, 42, 54 für Protomyces, Phytophthora, Cladochytrium dargestellten Fällen. Man kann alsdann, nach den betreffenden Beziehungen, auch von sporenähnlichen Sporenmutterzellen, Sporangien, anstatt von Sporen reden. Dies richtet sich nach dem jedesmaligen Zweck und Bedürfniss, unbeschadet der hier innegehaltenen Terminologie. — Zweitens wächst die Spore aus in einen oder mehrere schlauchförmige Fortsätze, welche die Eigenschaften von Pilzhyphen, seltener Sprosspilzform annehmen. Dass zwischen diesen zwei Hauptformen intermediäre vorkommen, ist fast selbstverständlich. Ein Beispiel dafür ist im Grunde schon in Fig. 54 dargestellt. Andere, sowie theilweise Abweichungen bei den einfachsten Chytridieen, werden im V. Capitel noch verschiedentlich zu beschreiben sein.

Die Modi der Sporangienbildung beim Keimen sind schon in den früheren §§ besprochen worden. Hier ist daher nur noch der andere Modus zu schildern, welcher Schlauch- und Sprosskeimung genannt werden mag.

Die Schlauchkeimung besteht darin, dass die Spore an einem oder an mehr als einem Orte ihrer Oberfläche auswächst in einen schlauchförmigen Fortsatz, welcher die Eigenschaft einer Pilzhyphe erhält. Das nächste Product der Keimung wird seiner erwähnten Gestaltung nach Keimschlauch, Keimfaden genannt. Bei sehr vielen Keimungen wächst derselbe, hinreichende Ernährung vorausgesetzt, direct zu einem, dem mütterlichen gleichen Mycelium oder Thallus heran, er ist also der Mycelanfang (Fig. 55, *D*). Bei anderen ist sein Wachsthum normaler Weise rasch begrenzt, indem er nach kurzer Längsstreckung, auf Kosten seines Protoplasma, eine kleine Anzahl der Mutterspore ungleicher Sporen acrogen abgliedert und dann seinerseits abstirbt. Er führt alsdann den von Tulasne eingeführten Namen Promycelium und die von ihm abgegliederten Sporen heissen Sporidien. (Fig. 55, *A*, *B*. Fig. 56). Beide Arten der Keimschlauchbildung sind jeweils bestimmten Species und bestimmten Sporenformen eigen, worüber im V. Capitel das Nähere anzuführen sein wird. Beide verhalten sich in ihren hier zu betrachtenden ersten Entwickelungsstadien gleich.

Betrachten wir zunächst die einzelnen, nicht »septirten« Sporenzellen, so zeigen unter diesen die Schwärmsporen die einfachste Keimschlauchbildung.

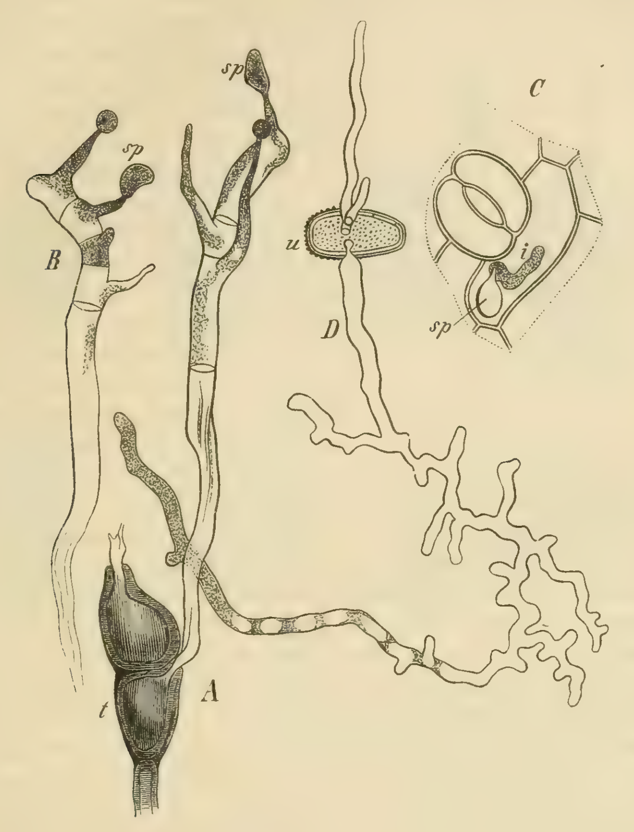


Fig. 55.

Sobald sie zur Ruhe gekommen und mit einer Membran versehen sind, wachsen sie an einem, zwei oder auch mehr Orten in eine cylindrische schlauchförmige Ausstülpung aus, deren Membran die unmittelbare Fortsetzung der Sporenmembran ist. (Vgl. oben Fig. 53). Bei den meisten nicht schwärmenden Sporen findet im Wesentlichen dieselbe Erscheinung, aber mit dem Unterschiede statt, dass der Schlauch nur von einer zarten Fortsetzung einer innersten Sporenmembranschicht bekleidet wird. Es ist zweifelhaft, ob es hier

Fig. 55. (Aus Sachs' Lehrbuch) Puccinia graminis. *A* ein keimendes Teleutosporenpaar mit Promycelium und Sporidien *sp*. *B* ein abgerissenes Promycelium. *C* Epidermis der Blattunterfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie, deren Keimschlauch bei *i* in eine Epidermiszelle eingedrungen ist. *D* Keimschlauch treibende Uredospore, 14 Stunden nach der Aussaat auf Wasser. In der leeren Sporenmembran 4 äquatoriale Keimporen. *C*, *D* 390fach, *A*, *B* etwas stärker vergr.

überhaupt Fälle gibt, in welchen die ganze Sporenmembran sich in die Bekleidung des Schlauches fortsetzt. Selbst da, wo die Sporenmembran vor der Keimung zart und ohne deutliche Sonderung in Endospor und Epispor ist, sieht man oft deutlich die zarte Wand des Keimschlauches sich in die Innenfläche der Sporenhaut fortsetzen, z. B. Acrostalagmus, Penicillium, etc. Auch derbere Endosporien stülpen sich nicht ganz zur Keimschlauchmembran vor, sondern nur ihre innerste Schichte (z. B. Uredosporen). Die jeweils äusseren Membranschichten, zumal derb entwickelte Episporien werden von dem vorwachsenden Schlauche durchbrochen, sei es indem er sie klappig aufsprengt, sei es indem er sie perforirt, entweder an vorher nicht durch besondere Structur ausgezeichneten Orten oder in jenen bei der Reifung vorgebildeten Tüpfelstellen welche oben als Keimporen bezeichnet worden sind. Selten tritt eine Sprengung der Episporschichten in kleine Stücke in Folge der Schlauchtreibung und der damit verbundenen Anschwellung der innern Theile der Spore ein; so bei Ascobolus spec., Diplodia sp. (Bauke, Pycniden) u. a. m.

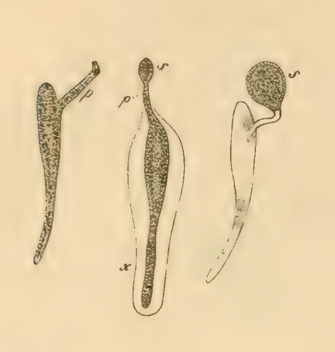


Fig. 56.

Bei manchen Sporen mit sehr derbem Epispor und engem Keimporus (z. B. Coprinus, Sordaria, Chaetomium) tritt der Schlauch als sehr schmale Ausstülpung durch diesen aus, um dicht vor der Aussenmündung des Porus zur runden relativ weiten Blase anzuschwellen und dann erst, einfach oder verzweigt, cylindrisch weiter zu wachsen; eine Erscheinung welche eigenthümlich aussieht, auch zu sonderbaren Missverständnissen Anlass gegeben hat [1]), aber doch nichts weiter ist als ein nicht einmal besonderer Benennung werther Specialfall.

Einen bemerkenswertheren an die Schwärmsporenbildung erinnernden Specialfall stellt die Keimung der acrogenen Sporen (Gonidien) der plasmatoparen Peronosporen (Peronospora densa Rab. und P. pygmaea Unger) dar. Hier quillt, nach Aussaat in Wasser, plötzlich das ganze Protoplasma aus der sich öffnenden papillenförmigen Spitze der Spore hervor, nimmt die Form eines kugeligen Körpers an, der alsbald auf seiner Oberfläche eine neue zarte Cellulosemembran ausscheidet und dann zu einem einfachen Keimschlauch auswächst.

Wie schon erwähnt, ist die Zahl der aus einer einfachen Spore vortre-

Fig. 56. Rhytisma Andromedae Fr. Auf Wasser keimende Ascosporen. Die Spore *x* ist noch von dem ursprünglich vorhandenen Gallertsaum umgeben, der bei den zwei anderen verschwunden ist. *p* Promycelium. *s* Sporidie. Vergr. 390.

1) Vgl. Botan. Zeitg. 1866, p. 158.

tenden Keimschläuche meist eine geringe, 1, 2, 3 selten auch nur wenig überschreitende. Um so auffallender ist die von Tulasne zuerst gefundene [1]), von mir [2]) genauer untersuchte Keimung der Sporen der Genera Pertusaria, Ochrolechia Mass., Megalospora Mass. Diese, in Ascis gebildeten Sporen (Fig. 57, 59 *A*, *B*) sind ungemein gross (bei manchen Arten bis 180 μ und darüber lang) oval oder ellipsoid, mit dichtem fettreichem Protoplasma erfüllt und von derber meist

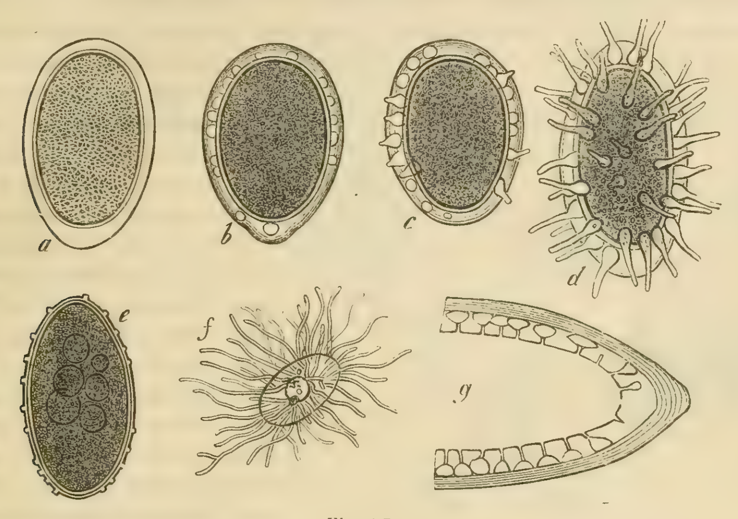


Fig. 57.

vielschichtiger farbloser Membran umgeben. Jede treibt beim Keimen gleichzeitig zahlreiche — 50 bis 100 — schlanke Schläuche, welche entweder über die ganze Oberfläche der Spore zerstreut oder, bei Pertusaria, nur von ihrer dem Substrat zugekehrten Seite entspringen. Einmal gebildet, zeigen die Schläuche keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Die Entstehung eines jeden beginnt mit dem Auftreten eines engen Canales welcher von dem Innenraum der Spore aus, die Innenschichten der Membran rechtwinkelig durchsetzend nach Aussen läuft. In den äusseren Membranschichten und auf Kosten dieser dehnt sich das Ende des Canals zu einem linsenförmigen oder kugeligen Hohlraum aus, in welchem sich homogenes Protoplasma ansammelt und

Fig. 57. *a—d* Megalospora affinis Kbr. *a* reife ejaculirte Spore. *b—d* successive Keimungsstadien (auf nassem Objectträger), in *b* und *c* nur der optische Längsschnitt, in *d* auch die Oberfläche gezeichnet. *e*, *f* Ochrolechia pallescens Mass. *e* erster Keimungsanfang, opt. Längsschnitt, *f* mit gestreckten Keimschläuchen. *g* Pertusaria de Baryana Hepp. Optischer Längsschnitt durch die Hälfte einer im Beginn der Keimung stehenden Spore, die Canäle mit ihren Erweiterungen in der Wand zeigend. Das Präparat war mit Glycerin behandelt, frisch sah die Wand mit den Hohlräumen aus wie in *b*. Der Inhalt der Spore ist weggelassen. Vergr. von *f* 190, die übrigen Figuren 390.

1) Mémoires sur les Lichens. Ann. sc. nat. 3. Sér. XVII.
2) Pringsheim's Jahrb. V, p. 201.

welcher alsbald mit einer eigenen, sehr zarten Membran umgeben erscheint, als ein Bläschen, dass sich nach aussen zu dem Keimschlauch verlängert und das Episporium durchbohrt. Bei den dickwandigen Pertusariasporen treiben die Schläuche oft schon innerhalb des Episporiums Verästelungen, welche sich in diesem, der Sporenoberfläche entlang ausbreiten.

Die Canäle in der Membran entstehen bei der Keimung soweit irgend erkennbar als Neubildungen, nicht etwa durch Erweiterung von Anfang an vorhandener. Sie bleiben meistens so eng, dass Bläschen und Keimschläuche auf den ersten Blick ringsum geschlossen zu sein scheinen. Bei Ochrolechia ragen jene, wegen der geringen Dicke des Episporiums, sehr früh über die Sporenoberfläche hervor und lassen sich oft, wie Tulasne beschreibt, mit dem Epispor von dem scheinbar unverletzten Endosporium loslösen. Anwendung von Reagentien, zumal Chlorzinkjodlösung, lässt überall den beschriebenen Sachverhalt deutlich erkennen, bei den grossen Pertusariasporen ist derselbe auch an der unversehrten Spore deutlich (vgl. die Erklärung der Fig. 57 u. 59 *a*, *b*).

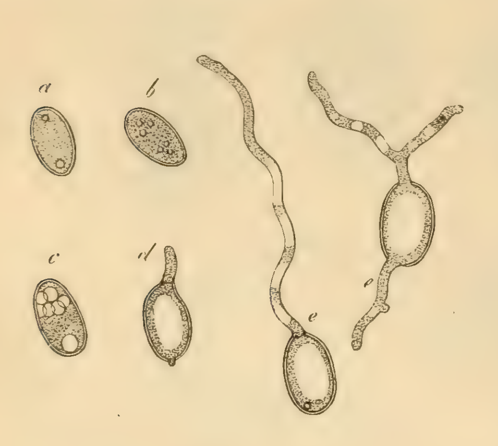


Fig. 58.

In allen Fällen erfolgt vor Beginn der Keimung Wasseraufnahme in die Spore, und in Folge derselben oft Anschwellung dieser und Vacuolenbildung in ihr (Fig. 58). Wo Reservenahrung in Form von Fetttropfen abgelagert war, sieht man diese zerfallen und schwinden; auch der Zellkern entschwindet der Beobachtung. Sobald die Austreibung der Keimschläuche beginnt wandert Protoplasma in diese ein. In zahlreichen Fällen erfolgt ihr Wachsthum ausschliesslich auf Kosten des in der Spore enthaltenen Protoplasma und der Reservestoffe. Solche Keimungen finden bei alleiniger Gegenwart von Wasser, und bei ihr am besten statt, Beispiele dafür sind besonders rein parasitisch lebende Pilze, wie Peronosporeen, Uredineen, (vgl. S. 119 Fig. 55), auch die vorhin erwähnten grossen Pertusaria- Ochrolechia- und Megalospora-Sporen gehören hierher. Die Sporen nehmen in solchen Fällen nach der ersten Schlauchaustreibung an Grösse nicht mehr zu; ihr Protoplasma und die Reservenahrung treten, bis auf unbedeutende zufällige Reste in die Schläuche über in dem Maasse wie diese wachsen. Sie werden in dem ursprünglichen Sporenraume successive durch Wasser ersetzt, und die derart entleerten Sporenhäute gehen dann bald zu Grunde.

Fig. 58. Helvella esculenta Pers. *a* reife ejaculirte Ascospore, mit den 2 characteristischen focalen Oeltröpfchen. *b*—*e* Keimung der Ascosporen in Wasser. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. Vergr. 390.

Andere Sporen bedürfen zu normaler Keimung der Zufuhr von Nährstoffen mit dem Wasser oder nehmen solche, wenn vorhanden, wenigstens auf. Sie wachsen alsdann beträchtlich und ihr Innenraum bleibt, gleich einer vegetirenden Zelle, von einer Protoplasmaschicht dauernd ausgekleidet, sie bilden mit andern Worten dauernd vegetirende Theile des aus der Spore erwachsenden Myceliums. Dass in ihrem Raume hierbei eventuell auch Querwände gebildet werden können ist selbstverständlich. Viele Mucorinen, z. B. M. stolonifer, Mucedo, die Sclerotinien, z. B. Scl. Fuckeliana sind exquisite Beispiele für dieses Verhalten. Zwischenfälle zwischen den genannten Extremen kommen selbstverständlich auch vor.

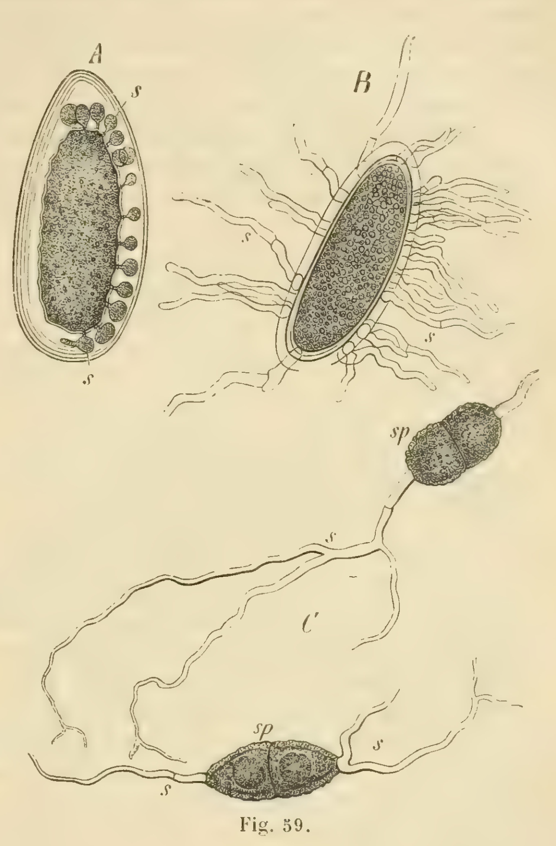


Fig. 59.

Bei den zwei- bis vielgliederigen Sporenkörpern oder zusammengesetzten Sporen keimt jede Theilspore gleich einer einfachen oder besitzt doch die Fähigkeit hierzu. Vgl. Fig. 59, *C*. Nicht selten sieht man, auch bei sehr vielgliederigen, von fast allen Theilsporen einen Keimschlauch ausstrahlen; z. B. Pleospora herbarum, Cucurbitaria Laburni. In anderen Fällen keimen von den zusammengesetzten Sporen der Regel nach nur einzelne Theilsporen, zumal da wo letztere eine einfache Reihe bilden ein oder beide Endglieder der Reihe; z. B. Melogramma Bulliardii Tul., Melanconis Tul., Aglaospora profusa Not., Exosporium Tiliae, Stylosporen von Cucurbitaria macrospora. Die nicht keimenden Theilsporen eines Körpers geben dabei ihren Inhalt allmählich an die keimenden ab[1]), d. h. derselbe verschwindet und wird durch Wasser er-

Fig. 59. *A* Pertusaria communis, auf feuchtem Objectträger keimende Spore, optischer Längsschnitt nach längerer Einwirkung von Glycerin. *B* P. lejoplaca, Spore mit Keimschläuchen. Vergr. 390. *C* keimende Sporen von Solorina saccata, nach Tulasne (aus Sachs, Lehrb.).

1) Tulasne, Carpolog. II, und I p. 95. Vgl. auch Cornu, Comptes rend. Tom. 84 (1877) p. 132.

setzt in dem Maasse als die Keime sich ausbilden. Ihre Membranen bleiben aber unversehrt, erhalten keine nachweisbaren Perforationen.

Sprosspilz-Keimung kommt, abgesehen von dubiösen Bildungen wie dem später zu beschreibenden Dematium pullulans, einzelnen Genera und Arten zu: z. B. Saccharomyces[1]), Exoascus[2]), Dothidea Ribesia Fr.[3]), Nectria-Arten[4]) (Vgl. § 77). Aus der Oberfläche der Spore sprossen, nach Art beginnender Keimschläuche, Fortsätzchen mit sehr schmaler Basis hervor, erhalten meist längliche oder cylindrische Form und gliedern sich zuletzt ab, wie es oben für die Sprosspilzform beschrieben wurde. An demselben Punkte kann der ersten Sprossung eine zweite, dritte u. s. f. folgen, bis das Protoplasma der Spore verbraucht ist. Die Sprossung findet entweder an einzelnen beliebigen Punkten der Spore statt (Exoascus, Dothidea), oder an bestimmten Punkten (z. B. den beiden Enden der spindelförmigen, zweigliedrig zusammengesetzten Spore von Nectria inaurata), oder auf der ganzen Sporenoberfläche, so dass diese von senkrecht abstehenden Sprossungen dicht eingehüllt ist (z. B. Nectria Lamyi). Bei manchen der genannten Pilze, nämlich Saccharomyces, Exoascus, Nectria Lamyi und nächstverwandten ist die Sprossung die einzige bekannte Keimungsform derjenigen Sporenform welche sie zeigt; bei anderen, wie Dothidea Ribesia kommt von gleichwerthigen Sporen den einen directe Sprossung zu, andere treiben Keimschläuche welche dann entweder ihrerseits Sprossungen abgliedern oder von solchen frei bleiben. Letzteres Verhalten zeigen auch die Ascussporen von Bulgaria inquinans, bei welchen die sprossabgliedernden Keimschläuche blasig anschwellend aus dem Epispor hervortreten (Fig. 60).

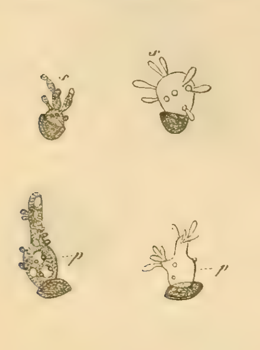


Fig. 60.

In den letzterwähnten Fällen ist mit der Sprossbildung das eigene Wachsthum der Schläuche häufig zu Ende; sie schliessen sich daher den oben als Promycelien bezeichneten an, und sind mit den typischen Formen welche diesen Namen führen, durch mancherlei im V. Capitel zu behandelnde Zwischenformen verbunden.

Schliesslich ist hier hinzuzufügen, dass die beschriebenen Keimungen, wie bisher immer angenommen wurde und auch thatsächlich zutrifft, nach Abgliederung und Entleerung der reifen Sporen eintreten, dass aber für Ascomyceten auch eine Anzahl von Fällen bekannt ist, in denen die Sporen schon innerhalb des frisch reifen Ascus keimen, sowohl einfache Keimschläuche

Fig. 60. Bulgaria inquinans Fr. Sporen in Wasser keimend. *s* Sprosszellen. *p* kurzer dicker, als Promycelium zu bezeichnender Keimschlauch. Vergr. 300.

1) Reess, Unters. über d. Alkoholgährungspilze. Leipzig 1870.
2) de Bary, Beitr. I. Tulasne, Ann. sc. nat. Sér. 5. Tom. V. Vgl. § 77.
3) Tulasne, Carpol. II, Tab. IX.
4) Janowitsch, Bot. Ztg. 1865.

treibend (Sphaeria praecox Tul., Peziza tuberosa), als Sprossungen bildend (Exoascus, Pez. Cylichnium, Pez. bolaris, und besonders Nectria). Bei manchen Arten tritt diese Erscheinung als irrelevante Ausnahme auf, z. B. Pez. tuberosa; bei anderen ist sie sehr häufig, z. B. Sphaeria praecox nach Tulasne, Exoascus, Taphrina, oder selbst ganz allgemeine Regel, wie bei Nectria inaurata, Lamyi u. A.[1]). Da in den letztgenannten Fällen die Keimungsproducte zahlreiche Sprossungen sind, welche abgeschnürt werden und bei Exoascus sofort wiederum neue Sprossungen abschnüren, so wird hier de Ascus von den Sprosszellen oft dicht erfüllt so dass diese die ursprünglichen, nach dem Typus der Ascomyceten (§ 19) entstandenen Sporen gänzlich verdecken; eine Erscheinung welche zu allerlei Missverständnissen Anlass gegeben hat.

Geschichtliches zur Sporenbildung.

Organe, welche den Samen der Phanerogamen ähnlich zu neuen Individuen heranwachsen, wurde bis zu Tournefort's und Micheli's Zeiten (1707, 1729) den Pilzen entweder abgesprochen, oder man frug wenigstens nicht viel danach. Einzelne Stellen, welche von Pilzsamen reden, finden sich allerdings schon bei den Alten. Man vergleiche hierüber besonders Ehrenberg, Ep. de Mycetogenesi. Tulasne, Sel. fung. carpologia, Prolegomena, Cap. I, V.

Die Entwickelung der Sporen wurde zuerst vorzugsweise bei den grösseren Schwämmen untersucht. Micheli, Nov. plant. genera (1729) sah die tetradenweise Gruppirung der Sporen auf den Lamellen von Agaricis (l. c. p. 133. Tab. 73, 76), ohne jedoch ihre Befestigungsart zu erkennen; dagegen erkannte er deutlich die Asci von Tuber und die Sporen in ihnen (l. c. p. 221, Tab. 102). Bulliard (Champ. de Fr. 1791) erkannte die Sterigmen (filets), denen die Sporen der Hymenomyceten aufsitzen. O. F. Müller (Flora Danica, Fasc. XIV) hatte schon 1780 die Sporentetraden von Coprinus comatus vortrefflich dargestellt; Hedwig, Descript. etc. Musc. frond. (1788) entdeckte die achtsporigen Asci der Discomyceten; er selbst und die Autoren der nächstfolgenden Zeit fanden diese Organe allmählich bei der Mehrzahl der Ascomycetenordnungen; insonderheit beschreibt sie Persoon 1794 für Peziza, Helvella, Morchella, Ascobolus, Sphaeria, Geoglossum, in seinem epochemachenden Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme, in Römer's neuem Magazin f. Bot. I, p. 62 u. f. Vergl. ferner Persoon, Icon. et descr. fungorum I. (1798) p. 6 u. p. 25. J. Hedwig, Theor. generat. et fructif. plant. Cryptog. Ed. 2. (1798); von Späteren Ditmar, in Sturm's D. Fl. III, 1 u. s. w. Reproducirt sind viele Darstellungen dieser älteren Autoren in Nees v. Esenbeck, System der Pilze und Schwämme. Würzburg 1817.

Die Auffindung der Asci bei einer grösseren Anzahl von Pilzen führte zunächst zu der irrigen Annahme, alle höheren Schwämme, speciell auch die Hymenomyceten, seien mit solchen Organen versehen. Sie findet sich ausgesprochen seit Persoon's citirtem »Versuch« und besonders Link's observationes in Ord. plant. naturales I (Magazin d. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1809), bis in die neuere Zeit (Fries, Syst. mycolog. Epicrisis syst. mycolog.): und selbst, wenngleich undeutlich, in Abbildungen dargestellt (vgl. Nees, Syst. d. P.). Für ausführlichere historische Angaben verweise ich auf Berkeley's, Phoebus' und Léveillé's zu citirende Arbeiten.

Vittadini, Monogr. Tuberacearum entdeckte 1831 die Basidien bei Boletus und Hymenogaster, oder entdeckte sie von neuem. Allgemeiner erkannt und genauer studirt wurden sie aber erst, zunächst für die Hymenomyceten, seit den classischen gleichzeitigen Arbeiten Léveillé's, Recherches sur l'Hyménium des Champignons, Annales d. sc. nat. 2. Sér. Tom. VIII. (1837) und Berkeley's, On the fructification of Hymenomycet.

---

1) Vgl. Janowitsch, l. c.

fungi, in Ann. of Nat. Hist. Vol. I (1838) p. 80. Von diesen unabhängig erhielten Andere mit ihnen übereinstimmende Resultate, die jedoch später zur Veröffentlichung kamen:

Ascherson, in Wiegmanns Archiv 1838 und Frorieps Notizen, Band 50.

Phoebus, Ueber den Keimkörnerapparat d. Agaricinen u. Helvellaceen. Nov. Act. Acad. Natur. Cur. Vol. XIX, II. (1842).

Corda, Icon. fungorum Tom. III. p. 40 (1839); frühere Beobachtungen Corda's sind daselbst erwähnt. Die Basidien der Gastromyceten lehrten zuerst Berkeley und Tulasne (s. p. 94) genauer kennen; die der Tremellinen Tulasne erst in neuerer Zeit: Ann. Sc. nat. 3. Sér. Tom. XIX.

Von späteren Beobachtern der Basidien ist hier noch zu citiren J. Schmitz, Ueber Thelephora hirsuta etc. Linnaea Bd. 17 (1843).

Die Asci wurden gleichfalls von Léveillé und Phoebus (l. c.) untersucht, ohne dass jedoch den Beobachtungen Früherer sehr Wesentliches hinzugefügt worden wäre.

Von den einfacheren Pilzformen, den Hyphomyceten, stellt schon Micheli (N. gen. Tab. 91) die acrogenen Sporen bei Botrytis und Aspergillus als auf den Enden der Hyphen sitzend dar. Spätere geben lange Zeit hindurch theils ähnliche Darstellungen, theils konnte ihnen weder Ursprung noch Insertion der Sporen klar sein. Erst Corda's spätere Arbeiten, Fresenius' Beiträge, Bonorden (s. dessen allgemeine Mycologie) fassten die Fragen nach der Entstehung der Sporen schärfer ins Auge. Auf diese Werke und auf die descriptive Litteratur muss hier verwiesen werden, bestimmte Wendepunkte traten in der Bearbeitung dieser Verhältnisse nicht ein.

Was die erst in neuerer Zeit bearbeitbar gewordenen feineren histiologischen und entwickelungsgeschichtlichen Fragen betrifft, so ist die Sporenentwickelung in den Ascis zuerst von mir genauer erforscht worden: Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Leipzig 1863, nachdem zahlreiche Vorarbeiten eine präcisere Fragestellung ermöglicht hatten, nämlich: Nägeli, In Linnaea Bd. XVI, p. 257. Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft I, p. 45, Heft III u. IV, p. 23. Schleiden, Grundzüge, 3. Aufl. II, p. 45. Corda, Icon. fung. Vol. III, 38; V, 69, 74, 80. Fresenius, in Flora 1847, p. 11. Schacht, Pflanzenzelle, p. 52. Anat. u. Physiol. d. Pfl. I, p. 71, 73, 170. Kützing, Philosoph. Botanik, p. 236. Tulasne, Fungi hypogaei. Selecta Fungor. Carpol. I. Hofmeister, in Pringsheim's Jahrb. Bd. II, p. 378. (Tuber aestivum). — Sollmann's Beiträge zur Kenntniss der Sphaeriaceen (Bot. Zeitg. 1862 u. 1863) bringen aus oben angegebenen Gründen keine wesentliche Bereicherung unserer Kenntnisse.

Die neueren Arbeiten über Ascomyceten haben im Wesentlichen Bestätigungen der 1863 vorgetragenen Ansichten gebracht, Strasburger's und Schmitz' in § 19 citirte Arbeiten die nöthigen Correcturen im Sinne der heutigen Zellenlehre geliefert. Boudier's (l. c.) Angaben für Ascobolus sind, insoweit sie von den oben vorgetragenen abweichen, schon durch Janczewski (Bot. Zeitg. 1871) berichtigt worden.

Die Sporenbildung der Mucorinen ist, ausser in den oben § 18 citirten Schriften beschrieben von Corda, Icon. fung. II, p. 19. Fresenius, Beiträge, p. 6. Schacht und Hoffmann (l. citand.). Cohn (Entw. des Pilobolus, N. Act. Vol. XIII, Coemans, Monogr. du genre Pilobolus, in Mém. prés. de l'acad. Brux. Tom. XXX. und mir (Beitr. zur Morph. u. Phys. d. Pilze p. 83).

Corda, Fresenius, Schacht und Hoffmann stellen die Sporenbildung der Mucorinen jener in den Ascis mehr oder minder nahe zur Seite, als einen Vorgang »freier Zellbildung« also, welche innerhalb des Protoplasmas der Mutterzelle, auf Kosten eines Theiles desselben stattfände, eine Ansicht welche neuestens wieder von Brefeld (l. c.) vertreten wurde. In demselben Sinne ist auch die acrogene Sporenabgliederung noch von neueren Autoren als ein Process freier Zellbildung aufgefasst worden, welcher von dem in den typischen Ascis nur dadurch verschieden sei, dass die Tochterzellen in besonderen Ausstülpungen des Ascus entstehen. Vittadini (l. c.) lässt sogar die Spore der Hymeno- und Gastromyceten im Innern des Basidiums entstehen und zuletzt, eingeschlossen in einer Ausstülpung der innern Membranschicht, dem Sterigma, nach aussen hervortreten. Aehnlich ist die Ansicht von Montagne (Esq. org. etc.). Auch Schleiden, Grundzüge, Band II, p. 38 (3. Aufl.). Schacht, Pflanzenzelle, p. 54. Anat. u. Phys. d. Gew. I, p. 74,

vertreten die oben genannte Meinung, und am schroffsten H. Hoffmann, Botan. Zeitg. 1856, p. 153 und in Pringsheim's Jahrb. Band II, p. 303. Hier heisst es: »Ein Grundtypus, mannichfach variirend, kehrt immer wieder: die Sporen entstehen durch freie Zellenbildung im Innern von Mutterzellen (Schläuchen), welche bald mit ihnen verkleben (Phragmidium, Agaricus, Phallus) bald die Spore oder die Sporen nur locker umhüllen (Mucor, Peziza, Tuber etc.).« Eine ähnliche Anschauung haben van Tieghem und Le Monnier neuerdings (Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. XVII p. 332, 370 u. 6. Sér. T. I, p. 37) wiederum vorgebracht für die acrogenen Sporen von Chaetocladium, Piptocephalis und Syncephalis, indem sie dieselben, wie jene von Mucor oder Mortierella, endogen, einzeln oder in einfacher Reihe, in eng anliegenden Sporangien entstehen lassen, freilich ohne diese Ansicht durch präcise entwickelungsgeschichtliche Daten zu begründen. Mit den klar vorliegenden Thatsachen stehen alle diese Anschauungen nicht im Einklange, wie Berkeley [vgl. Ann. and Magaz. of nat. Hist. Vol. IX (1842) p. 9, 283, Anm.] und Tulasne (ll. cc.) von jeher urgirt haben. Sie hatten bei Schleiden ihren Ursprung in dessen derzeit längst beseitigten irrigen Grundanschauungen über Zellbildung überhaupt; bei den übrigen Autoren augenscheinlich in dem Bestreben Homologien zu begründen oder zu veranschaulichen, wozu sie, auch wenn sie richtig wären, mindestens entbehrlich sind. Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von Zellbildung und Zelltheilung wie er mit Beziehung auf die in Rede stehenden Processe S. 64 kurz recapitulirt und in Strasburgers Buche (Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl.) ausführlich dargestellt ist, lässt ohne den Thatsachen Gewalt anzuthun, sämmtliche Sporenbildungen als Specialfälle des Zelltheilungsprocesses auffassen und macht eine ausführlichere Discussion der angedeuteten Controversen hier überflüssig.

Ueber die Schwärmsporen der Pilze und ihre Entwicklung sind die historischen Daten zu finden bei Pringsheim, Entwickelg. d. Achlya prolifera. N. Act. Acad. Nat. Cur. Vol. XXIII, p. 1. A. Braun, Verjüngung p. 287. Id. Ueber Chytridium, Abhandl. d. Berlin. Acad. 1856. de Bary, Bot. Zeitung, 1852, p. 473. Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. I, 290. II, 205. IX, p. 191 ff. de Bary, Ibid. II, 169. Schenk, Verhandl. d. phys. Ges. in Würzburg, Bd. IX. B. Prévost, Mémoire sur la cause iminéd. de la Carie ou charbon des blés. Montauban 1807. (Schwärmsporen von Cystopus). de Bary, Ueber Schwärmsporenbildung bei Pilzen, Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. II, p. 314. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. XIII. Sur le développement de quelques Champ. paras. Ibid. 4. Sér. Tom. XX. Leitgeb, Pringsheim's Jahrb. VII, 397. Cornu, Monograph. des Saprolegniées, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. XV.

In neuester Zeit endlich ist die Bildung und Abwerfung der acrogenen Sporen und die Entwickelung der Sporen bei Saprolegnieen, Peronosporen und Mucor einer Revision unterworfen worden in den Arbeiten von A. Zalewski, über Sporenabschnürung und Sporenabfallen bei den Pilzen. Diss. u. Flora 1883; und M. Büsgen, die Entwickelung der Phycomycetensporangien. Diss. u. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII, Heft 2. (1882). —

Für hierher gehörige Einzelheiten ist ferner die im V. Capitel citirte Specialliteratur zu vergleichen.

II. Abtheilung. Der Entwickelungsgang der Pilze.

Capitel IV. Einleitung.

§ 32. In dem Entwickelungsgang der Blüthenpflanzen, der Pteridophyten, der Moose und der meisten genauer bekannten Algengruppen herrscht, bei aller Mannichfaltigkeit im Einzelnen und aller Verschiedenheit der extremen Formen, unverkennbar grosse Uebereinstimmung. Bei Farnen und Moosen, wo er sich am schärfsten gliedert, treten in ihm bei jeder Species zwei wechselsweise periodisch wiederholte Abschnitte hervor, von denen der eine aus der Spore erwächst und mit der Antheridien- und Archegonienbildung abschliesst, der andere regulärer Weise aus der Eizelle des Archegoniums entsteht und abschliesst mit der Bildung von Sporentetraden. So sehr schon bei den genannten Classen die gleichnamigen Hauptabschnitte, der Archegonienbildende und der Sporenbildende, nach Gestaltung, Gliederung und physiologischer Leistung von einander abweichen mögen, so evident ist hier ihre Uebereinstimmung in den kurz bezeichneten Hauptpunkten und manchen Einzelheiten. Denkt man sich die Entwickelungsbahnen der Arten als gleichnamige geometrische Figuren construirt, so nehmen die einander gleichnamigen Einzelglieder wie Archegonien, Sporen etc. entsprechende Punkte, die bezeichneten Entwickelungsabschnitte entsprechende Abschnitte dieser Figuren ein. Entwickelungsglieder und Entwickelungsabschnitte verschiedener Arten, welche in dieser Weise einander entsprechen, werden homologe genannt. Die Descendenztheorie begründet die Anschauung, dass homologe Glieder verschiedener Arten aus der Abänderung eines Gliedes einer vorelterlichen Stammform hervorgegangen sind. In dem Nachweis der Homologien besteht der Nachweis der phylogenetischen oder »natürlichen« Verwandtschaften der Species.

Es ist nun bekannt und hier nicht ausführlich darzulegen, dass sich zwischen Farnen und Moosen einerseits und Phanerogamen andererseits strenge Homologien nachweisen lassen, und hiermit nicht nur phylogenetische Verwandtschaft, sondern auch die Eingangs hervorgehobene Uebereinstimmung in der periodischen Succession der zwei Hauptabschnitte, man kann sagen in dem gesammten Rhythmus des Entwickelungsganges der Arten. Das nämliche ist bekannt für die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den meisten Algengruppen und den Moosen. Alle diese Theile des Pflanzenreichs sind daher verwandtschaftlich nahe verbunden zu einer grossen Hauptgruppe gleichen Entwickelungsgangs, kurz gesagt einer Hauptreihe des Pflanzenreichs, welche sich ihrerseits nach Einzelerscheinungen wiederum in einige untergeordnete Reihen spaltet.[1])

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1881, 1.

Für die Pilze konnte es lange und kann es zum Theil noch zweifelhaft sein, ob und wo sie sich dieser Hauptgruppe verwandtschaftlich anschliessen. Bis zu den 50er Jahren konnte diese Frage überhaupt kaum zur Discussion kommen, weil man vom Entwickelungsgang der Pilze so gut wie nichts kannte. Man kannte nur Einzelformen, man wusste von manchen dieser, dass sie sich aus Sporen in gleicher Form reproduciren, wie eine Baumspecies sich aus ihren Samen reproducirt, und formulirte diese Erfahrungen derart, dass jede distincte Form, welche etwas wie Sporen bildete, für den vollständigen Repräsentanten einer Species gehalten wurde. Mit Nichtpilzen hatten solche Formspecies und aus ihnen zusammengestellte Formgenera meist nur entfernte Aehnlichkeit. Sie glichen zwar der relativen Einfachheit ihres Baues nach am meisten den — in ihrem Entwickelungsgange auch noch recht unvollkommen bekannten — Angehörigen niederer Algengruppen, die Pilze wurden daher von jeher diesen zunächst gestellt; aber zur Feststellung näherer natürlicher Verwandtschaft fehlte es durchaus an Anhaltspunkten. Während nun seit Hofmeister's »Vergleichenden Untersuchungen« die vergleichende Entwickelungsgeschichte der Moose und Farne sowohl als auch der Algen einen neuen Aufschwung nahm und eine Fülle neuer Gesichtspunkte ergab, wurde das Studium der Pilze seit 1851 zunächst durch Tulasne[1]) in neue Bahnen geführt. Anknüpfend an wenige und immer wieder zurückgedrängte Beobachtungen älterer Autoren unternahm er zu zeigen, dass die Formspecies der bisherigen Mycologie in vielen Fällen nicht für sich allein Speciesrepräsentanten sind, sondern dass eine solche Formspecies mit anderen dem Entwickelungskreise einer wirklichen Species angehören kann. Er zeigte, dass in diesem Entwickelungsgange eine regelmässige zeitliche Succession zwischen den zugehörigen Formen stattfindet, dass also, wie wir jetzt sagen, das Auftreten der successiven Formen successive Entwickelungsabschnitte der Species bezeichnet. Mit Ascomyceten beginnend dehnte er, in vielen nachher zu citirenden Arbeiten, diese Anschauungen über eine grosse Zahl differenter Pilzgruppen aus.

Tulasne begründete seine Ansichten vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich, durch den Nachweis der anatomischen Continuität der fertig vorfindlichen Formen, des Ursprungs also z. B. der fraglichen Sporenträger von einem und demselben Mycelium. Sorgfältig geleitete und beobachtete Aussaaten und Culturen, welche von mir vorzugsweise eingeführt wurden, lehrten die Succession der Formen genauer kennen. Die Anwendung dieser beiden Untersuchungsmethoden haben derzeit das allgemeine Resultat ergeben:[2]) Eine Anzahl von Pilzgruppen schliesst sich nach dem Rhythmus ihres Entwickelungsganges an die oben bezeichnete Hauptreihe des Pflanzenreichs, und zwar zunächst an eibildende Algen an; die Abschnitte ihres Entwickelungsganges sind denen der letzteren homolog, jene Pilze können von letzteren phylogenetisch abgeleitet werden. Ich habe dieselben die Asco-

1) Comptes rendus 24 et 31 Mars 1851. Ann. sc. nat. XV.
2) Vgl. Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze IV.

mycetenreihe oder die Hauptreihe der Pilze genannt; sie setzt sich zusammen aus den Phycomyceten, Ascomyceten und Uredineen. Andere Pilzgruppen, zumal die Ustilagineen und Basidiomyceten, können nach den derzeitigen Kenntnissen nicht in die Ascomycetenreihe gestellt werden: wohl aber schliessen sie sich an bestimmte Glieder dieser an, als von ihnen phylogenetisch abzuleitende divergirend ausgebildete Seitenlinien.

Die Darstellung des Entwickelungsganges hat, dem Gesagten zufolge, die einzelnen Gruppen successive vergleichend zu betrachten. Sie soll mit der Ascomycetenreihe beginnen und auf die Vergleichung mit verwandten Nichtpilzen stets Rücksicht nehmen. Aus letzterem Grunde wird es gut sein an die allgemein characteristischen Erscheinungen im Entwickelungsgange der zunächst zum Vergleich kommenden Gruppen, Algen, Moose und Farne, zuerst kurz zu erinnern. Die concreten Thatsachen werden dabei, unter Verweisung auf Sachs' Lehrbuch resp. Göbel's Grundzüge, als bekannt vorausgesetzt.

§ 33. Mit verschwindend geringen und daher vorerst zu vernachlässigenden Ausnahmen kann bei allen diesen die Betrachtung ausgehen von einer sexuell oder durch Copulation befruchteten Zelle, oder einer dieser äquivalenten Zellgruppe, welche sich durchweg als homolog erwiesen hat und daher mit einem gemeinsamen Namen bezeichnet werden kann; als solches sei das Wort Archicarpium, Fruchtanfang gewählt, mit Rücksicht auf die anschauliche Thatsache, dass daraus sehr oft der gewöhnlich Frucht, Fructification genannte Körper als nächstes Entwickelungsproduct hervorgeht. Bei den Farnen und den Moosen ist dieses Archicarpium die Eizelle im Archegonium; bei den beiden blüthentragenden Hauptclassen dann die jener Eizelle homologen z. Th. gleichnamigen Zellen; — bei den Florideen das aus einer Zelle oder aus einer kleinen Zellgruppe bestehende »Procarpium«; bei den eibildenden Algen, wie z. B. Vaucheria, Chara, Oedogonium, Coleochaete ebenfalls eine, hier in dem Oogonium entstandene Eizelle; bei den isogamen Algen endlich, z. B. Zygnemeen, Desmidieen, Botrydium jede, in normalen Fällen mit einer gleichnamigen copulirende »Gameten«-Zelle.

Verfolgt man nun, von dem Archicarpium ausgehend den Entwickelungsgang, und hält man sich dabei zunächst an die einfachsten, gleichsam auf die nothwendigsten Entwickelungsglieder eingeschränkten Fälle, so wird in diesen das aus einer Zelle bestehende Archicarp, unter genügenden Entwickelungsbedingungen, zur Spore, d. h. einer Zelle, welche direct wieder heranzuwachsen vermag zu einem vegetativen Körper, der dem mütterlichen gleich ist und wie dieser als letztes Entwickelungsproduct wieder Archicarpien erzeugt, mit welchen der angedeutete Entwickelungscyclus von neuem beginnt. So z. B. bei Vaucheria aversa[1]), Chara, Fucus, auch Spirogyra. — Um einen Grad complicirter wird die Sache, wenn sich caeteris paribus aus dem Archicarp nicht direct eine Spore bildet, sondern ein von dem jenes erzeugenden mütterlichen verschiedener mehr- bis vielzelliger Körper, dessen Zellen sämmtlich oder zum Theil die Eigenschaften von Sporen im oben bezeichneten Sinne erhalten und, soweit dieses der Fall ist, wiederum zum Archi-

1) Walz, in Pringsheim's Jahrb. Bd. V.

carp tragenden Körper heranzuwachsen vermögen. Ein solcher aus dem Archicarp erwachsender, wesentlich der Sporenbildung dienender Körper wird Sporenfrucht, Sporocarpium genannt. Die Florideen und die Moose bieten für sein Vorkommen die exquisiten, allbekannten Beispiele. Es gibt aber eine Anzahl weit weniger ausgeprägter und einen ganz allmählichen Uebergang zu der ersterwähnten Erscheinung von Vaucheria aversa, Fucus etc. vermittelnder Fälle, denn streng genommen sind die reifen Eizellen von Coleochaete, Oedogonieen, auch Desmidieen u. s. w., welche sich in eine Mehrzahl, oder in 4 oder nur 2 als Sporen weiter entwickelte Tochterzellen theilen, nichts anderes als in der angegebenen Folge successive vereinfachte Sporenfrüchte. Würden, kann man sagen, aus der vom Archicarp entstandenen Spore von Vaucheria durch Theilung auch nur 2 als Sporen fungirende Zellen, so wäre sie eine wenn auch noch so einfache Sporenfrucht.

Mit dem letzteren Ausdruck werden Körper von der bezeichneten Herkunft benannt, welche so gut wie ausschliesslich der Sporenbildung dienen, und deren Existenz nach einmaliger, relativ rasch durchlaufener Entwickelung einer Anzahl von Sporen zu Ende geht. Das gilt mit aller Schärfe für die Mehrzahl der oben als exquisit hingestellten und für die einfacheren Fälle. Aber auch hier findet eine gradweise Verschiedenheit statt, nicht nur in der Zahl der differenten successive zu durchlaufenden Entwickelungsschritte, sondern auch in der Zahl der Wiederholungen des gleichen Schrittes. Man vergleiche in ersterer Beziehung die rasche und einfache Entwickelung des Sporocarps von Riccia mit der langwierigen und complicirten von Polytrichum oder auch nur einer Jungermanniee; in letzterer Beziehung Riccia mit Anthoceros.

Geht — wiederum caeteris paribus — die Complication in der Gliederung des Sporocarps über ein gewisses, conventionell und traditionell festgestelltes Maass hinaus, beschränkt sich die Sporenbildung auf bestimmte relativ kleine Glieder oder Gliedabschnitte des aus dem Archicarp erwachsenden Körpers, und wiederholt sich die Bildung solch sporenbildender Glieder in typisch und meist auch thatsächlich unbegrenzter periodischer Folge, so hört man auf von Sporocarp zu reden. Man kann statt dessen Sporophyt sagen, oder passende anschauliche Ausdrücke gebrauchen. Dieser Fall tritt ein mit dem Uebergang von den Moosen zur Farngruppe und den sich an diese anreihenden Classen der Blüthenpflanzen. Die concreten Erscheinungen, auf welche sich dieser Ausspruch gründet, werden hier wiederum als bekannt vorausgesetzt. In der Farngruppe ist die belaubte sporenbildende »Pflanze« das aus dem vom Prothallium erzeugten Archicarp (Eizelle) erwachsene Sporophyt; bei den Phanerogamen ist letzteres ebenfalls der ganze aus einer Eizelle (Archicarp) erwachsene Stock, mit Ausnahme der je einer Spore homologen Keimsäcke und der in diesen ausser dem Embryo entstehenden Entwickelungsproducte [1]).

Bei den Blüthenpflanzen ist das Verhältniss der Massenentwickelung und die räumliche Anordnung zwischen Sporophyt und dem es erzeugenden

---

1) Es ist wohl überflüssig zu bemerken, dass es für die hier vorliegenden Fragen gleichgültig ist, ob die strenge Homologie besteht zwischen Farnspore oder etwa Farnsporenmutterzelle und Keimsack.

Körper (Keimsack, Eizelle) derart, dass letzterer wie ein kleiner Theil des ersteren erscheint. In dem Falle von Vaucheria, Fucus, Chara verhält es sich umgekehrt, das Sporophyt, resp. die Sporenfrucht ist so zu sagen auf eine einzige Spore reducirt, welche ihrerseits einen kleinen Theil ihres Erzeugers darstellt. Bei Farnen, Moosen Florideen u. s. w. ist das Verhältniss zwischen beiderlei Körpern minder ungleich, beide treten gleichmässiger als besondere, wechselsweise aus einander hervorgehende Entwickelungsabschnitte auf, die genannten Gewächse haben daher für die morphologische Beurtheilung der anderen als Wegweiser gedient.

Der beschriebene Entwickelungsgang kann auf dem skizzirten Wege ohne alle weitere Complication ablaufen. Chara crinita, und mit geringer, nachher noch zu erörternder Einschränkung die apogamen Farne [1]), und wohl auch Caelebogyne [2]) liefern hierfür Beispiele. Allerdings sind das nur vereinzelte Ausnahmen. Die ganz vorherrschende Regel ist bekanntlich, dass die Ausbildung des Archicarps zu Spore, Sporenfrucht oder Sporophyt erst ermöglicht wird durch sexuelle Befruchtung oder Copulation und hierdurch tritt, von allen Einzelheiten abgesehen, allgemein eine morphologische Complication ein. In dem einfachsten Falle derselben, jenem typischster Copulation, kann man sagen, es vereinigen sich zwei gleiche Archicarpien. In den andern Fällen werden, von diesen verschiedene, männliche Sexualorgane gebildet. Die Production letzterer ist demnach eine wesentliche Eigenschaft, sie sind wesentliche Glieder des Entwickelungsabschnittes, welchem die Bildung des Archicarps zufällt; sie fehlen dagegen dem anderen, aus dem Archicarp hervorgehenden. Man hat beide Abschnitte daher anschaulich unterschieden als den geschlechtlichen und den geschlechtslosen; eine Unterscheidung welche durchaus zweckmässig ist, weil sie der weitaus vorherrschenden Regel entspricht; bei welcher aber für die morphologische Betrachtung und Vergleichung die sexuelle Function der in Betracht kommenden Glieder principiell gleichgültig ist; und welche mit Hervorkehrung der sexuellen Leistung auch nicht das allgemein wesentliche trifft, weil, wie die Fälle von Parthenogenesis resp. Apogamie zeigen, sexuelle Processe ganz fehlen, die gewöhnlich sexuell fungirenden Glieder functionslos sein oder ganz ausfallen können, ohne dass damit in dem Gesammtentwickelungsgang eine wesentliche Aenderung einträte.

Allerdings muss hier die Bemerkung eingeschaltet werden, dass es Fälle von Parthenogenesis und Apogamie gibt, bei welchen mit der Ausschaltung der sexuellen Functionen auch eine Veränderung des Entwickelungsganges, man kann vergleichsweise sagen eine partielle Knickung oder Verschiebung der ihn darstellenden Curve, eintritt. Das ist nicht immer, nicht z. B. bei Chara crinita der Fall. Es gilt aber z. B. für die apogamen Farne, wenn das Sporophyt, statt sich aus dem Archicarp zu entwickeln, neben diesem, oder mit vollständigem Ausbleiben desselben am Prothallium hervorsprosst. Es gilt in noch höherem Maasse für die von Strasburger entdeckte Bildung der Ad-

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1878, 449.
2) Strasburger, Ueber Polyembryonie, Jena 1878.

ventivembryonen bei Phanerogamen. Hier findet in dem Entwickelungsgang eine scharfe Unterbrechung der strengen Homologie mit nächst verwandten Species statt, letztere wird aber im weiteren Verlaufe alsbald vollständig wieder hergestellt. Man kann daher in solchen Fällen von unterbrochenen und restituirten Homologien reden.

Eine weitere Complication des Entwickelungsganges tritt ein durch die Vertheilung der sexuellen Leistungen und der entsprechenden morphologischen Differenzen auf verschiedene, je aus einer Spore entstandene Individuen, wobei in den extremen Fällen die Differenzen bis in die erzeugende Spore oder, wie bei den Phanerogamen, bis in die sporenbildenden Glieder des Sporophyten zurückgreifen. Es wird genügen an diese allgemein bekannten Erscheinungen hier in Kürze erinnert zu haben.

In den betrachteten Fällen wird die fertige Spore meistens aus der Continuität mit dem Mutterorganismus losgetrennt. Sie entwickelt sich, unter geeigneten Bedingungen, zu einem morphologisch und physiologisch selbständigen Individuum, nach gewöhnlichem Sprachgebrauche, oder Bion, weiter. Die Gesammtheit der aus einem Mutterorganismus (und dessen Schwestern) hervorgegangenen Bionten wird eine neue, nächstjüngere Generation genannt. — Auch an andern Orten des Entwickelungsganges als jenem der Sporenbildung kann Continuitätstrennung und Entwickelung der abgetrennten Glieder zur selbständigen neuen Generation eintreten; Beispiel der aus dem Archicarp entwickelte Embryo der Farne, Phanerogamen. Tritt, wie z. B. bei den Farnen, die Continuitätstrennung im Laufe des Entwickelungsganges mehrmals und an ungleichnamigen Orten desselben auf, so gliedert sich der Entwickelungsgang in wechselsweise aus einander hervorgehende ungleiche Generationen getrenntlebiger Bionten. Seit Steenstrup[1]) nennt man diese Erscheinung Generationswechsel. Bei den Farnen findet dieser statt zwischen dem aus dem Archegonium hervorgegangenen Sporophyten als der einen und dem aus der Spore erwachsenen, archegonientragenden Prothallium als der andern Generation. Die beiden Hauptabschnitte des Entwickelungsganges entsprechen hier also zwei Wechselgenerationen. Von dieser Thatsache ausgehend hat man die Bezeichnung Generation oder Wechselgeneration ausgedehnt auf die beiden oben hervorgehobenen, beziehungsweise homologen Hauptabschnitte des Entwickelungsganges, und den beschriebenen Rhythmus desselben allgemein den Generationswechsel genannt, ohne Rücksicht auf die biontische Selbständigkeit oder Continuität der successiven Abschnitte. Dies ist eine, besonders von Sachs (Lehrb.) streng festgehaltene Bedeutung des Wortes Generationswechsel. Der Entwickelungsgang setzt sich hiernach immer aus zwei Wechselgenerationen zusammen, der geschlechtlichen, mit der Production von Sexualorganen abschliessenden, und der aus letzterer hervorgehenden geschlechtslosen, sporenbildenden — resp. aus den Homologen dieser beiden »Generationen.«

In dem Verlaufe des geschilderten Entwickelungsganges und an den verschiedensten Orten seiner Bahn können nun weitere Complicationen eintreten,

---

1) Ueber den Generationswechsel. Kopenhagen 1842.

dadurch, dass sich von dem Körper eines Entwickelungsabschnitts, ausser dem Archicarp oder seinen Producten, Theile abtrennen als Reproductionsorgane, welche zu neuen, selbständigen, ihrem nächsten Erzeuger gleichen Bionten heranzuwachsen vermögen. Jedes dieser Bionten vermag dann unter geeigneten Bedingungen wieder den anderen Wechsel-Entwickelungsabschnitt, die andere »Wechselgeneration« zu erzeugen und hierdurch in die typische Bahn einzulenken. Solche Reproductionsorgane vermehren hiernach die Zahl der Einzelglieder eines Entwickelungsabschnitts; sie sind Verzweigungen vergleichbar, an solche in der That durch viele Uebergangsformen angeschlossen und von ihnen allgemein nur dadurch verschieden, dass bei ihnen eine Abtrennung eintritt, bei dem was man Verzweigung nennt nicht. Thatsächlich dienen sie gewöhnlich in bevorzugter Weise der Vervielfältigung und Verbreitung der zur Species gehörenden Bionten, sie werden daher passend als Propagationsorgane bezeichnet. Sie entstehen immer ungeschlechtlich und trennen sich in sehr verschiedenen Entwickelungsformen vom Mutterspross los: als hochgegliederte Sprosse, wenigzellige Knöllchen, einzelne Zellen — Brutknospen, Bulbillen, Brutzellen (Sporen) u. s. w. Während sie manchen Species ganz fehlen, z. B. der oben genannten Vaucheria aversa, V. dichotoma, Preissia commutata, vielen Filices, Dentaria pinnata, treten sie bei nächstverwandten reichlich auf, z. B. Vauch. sessilis, sericea, Marchantia polymorpha, Lunularia, Filices, Dentaria bulbifera. Sie können in letzterem Falle nicht nur zu höchst charakteristischen Gliedern der Species werden, sondern auch diese factisch durch eine unbegrenzte Zahl von Generationen in immer der gleichen Form vervielfältigen, die Species also von dem typischen, durch die Verwandten rein eingehaltenen Entwickelungsrhythmus ablenken. Aeussere Ursachen wirken hierbei oft erheblich mit, und die Möglichkeit des Wiedereinlenkens in den typischen Rhythmus bleibt, wie schon erwähnt, erhalten. Letzteren thatsächlich nachzuweisen ist bei den höher gegliederten Formen, Phanerogamen, Filices, Moosen und manchen Algen leicht. Bei niederen, relativ einfach organisirten Formen gelingt es auch durch aufmerksame Untersuchung und durch Vergleichung verwandter Arten. Es findet hier aber oft thatsächlich Schwierigkeiten erstens in der gewaltigen Präponderanz der propagativen Formen, ihrer manchmal nach äusseren Ursachen eintretenden, manchmal auch erblich fixirten Mehrgestaltigkeit bei derselben Species; endlich in dem bei manchen Arten theils nach äusseren Ursachen auftretenden, theils auch erblich constant gewordenen Wechsel zwischen rein propagatativen und fructificativen, wiederum in den typischen Rhythmus einlenkenden Biontengenerationen. Ausgezeichnete Beispiele hierfür bietet die Entwickelungsgeschichte von Botrydium und von Acetabularia [1]; ersterem schliessen sich viele Oedogonien als einfacherer Fall so zu sagen facultativen Biontenwechsels an; letzterer die gynandrosporischen Oedogonien mit entwickelungsgeschichtlich nothwendigem Biontenwechsel [2]. Für diese Beispiele ist es gelungen den typischen Rhythmus aus der successiven Formenproduction und -Reproduction heraus zu finden; für viele

1) Bot. Zeitg. 1877.
2) Vgl. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. I.

niedere Formen ist solches Gelingen abzuwarten. Es gibt übrigens auch noch relativ hoch gegliederte Formen, für welche der Entwickelungsrhythmus noch der vollständigen Aufklärung bedarf, zumal jene zahlreichen Florideenspecies, bei welchen die propagativen Organe (Tetrasporen) besonderen, der Archicarpien resp. Antheridien entbehrenden Stöcken zugetheilt sind. Man kennt noch nicht genau das genetische Verhältniss, resp. eventuelle Wechselverhältniss zwischen letzteren und jenen erstgenannten; man weiss jedoch, dass die Propagationsorgane nicht bei allen Florideen auf besonderen Stöcken vorkommen, und dass sie nicht allgemein nothwendige Glieder des Entwickelungsganges dieser Pflanzen sind, sondern manchen Arten ganz fehlen.

Wo fructificative und rein propagative Biontengenerationen wechselsweise aus einander hervorgehen, kann man natürlich auch von Wechselgenerationen und Generationswechsel reden, letzteres Wort also in weniger eingeschränktem Sinne gebrauchend als Sachs. Dies soll hier geschehen, entsprechend dem Sinne welchen das Wort ursprünglich hatte; Generationswechsel soll hier jeden Species-Entwickelungsgang bezeichnen, welcher durch biontisch selbständige Wechselgenerationen abläuft. In dieser rein anschaulichen Bedeutung ist das Wort nothwendig und zweckmässig. In jedem andern Sinne bedeutet es nichts weiter als Entwickelungsrhythmus und sind die homologen »Wechselgenerationen« nichts weiter als homologe Abschnitte des Entwickelungsganges. Nennt man sie »Generationen« auch da wo sie nicht biontisch selbständig sind, so kann das ja zur Vergleichung mit biontisch selbständigen Homologen nützlich sein. Geht man damit aber über ein bestimmtes enges Maass hinaus, in die Sprossfolge u. s. w., so wird consequenter Weise aller Entwickelungsgang Generationswechsel, das Wort hört auf einen besonderen Sinn zu haben und wird somit überflüssig, oder, als Terminus ohne besonderen Sinn, verwerflich.

Es wurde vorhin hervorgehoben, dass in der in Rede stehenden Hauptreihe des Pflanzenreichs Species vorkommen, bei welchen die propagative Entwickelungsform gewaltig überwiegt, viele Generationen hindurch thatsächlich allein vorkommt oder vorkommen kann. Die Fructification tritt dann bei solchen Species relativ selten auf. Das Bestehen der Species wird durch solche, man kann sagen morphologische Mangelhaftigkeit nicht beeinträchtigt. Die Erfahrung lehrt aber ferner, dass die Präponderanz der propagativen Entwickelungsform bis zu dem Extrem gehen kann, dass Fructification überhaupt nicht vorkommt. Sichere Beispiele hierfür sind unter den Moosen Ulota phyllantha und besonders Barbula papillosa, unter den Angiospermen Allium sativum u. a. m.[1]) Auch hier tritt für die Species keine nachweisbare Beeinträchtigung der Existenztüchtigkeit ein. Die Namen zeigen an, dass es sich dabei um Species handelt, deren nächste Verwandte den normalen, mit Fructification verbundenen Entwickelungsgang ungeschmälert besitzen und es lässt sich, wie a. a. O. geschehen ist, nachweisen, dass bei jenen die fructificativen Glieder des Entwickelungsganges im Laufe der phylogenetischen

---

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1878, 481.

Ausbildung verloren gegangen, ausgeschaltet worden, jene Arten also durch Verlust höchstgegliederter Entwickelungsabschnitte reducirt sind. Homologien mit verwandten, vollständig gegliederten Arten lassen sich eine Strecke weit verfolgen, dann bricht die Homologie aber ab, sie wird unterbrochen und nicht restituirt; die Gesammtbahn der Entwickelung ist eine von der typischen verschiedene gewordene.

Sowohl diese Unterbrechung der Homologien als auch die oben erwähnte, wiederum restituirte betrifft unter den höheren Formen nur vereinzelte Species. Würden sich von diesen aus andere, den gleichen Plan der Gesammtentwickelung beibehaltende phylogenetisch weiter entwickeln, so würden dieselben von den Hauptreihen divergente, nicht in diese hineinpassende Nebenreihen des Pflanzenreichs darstellen. Es ist möglich, dass unter den niederen Gruppen der Nichtpilze solche Nebenreihen existiren; doch steht dies derzeit nicht fest. Dass solche bei den Pilzen anzunehmen sind, wurde oben schon angedeutet und wird in späteren Abschnitten nachzuweisen sein.

Die Erscheinungen welche bei den Pflanzen Generationswechsel genannt werden, dürften nach den im Vorstehenden dargelegten Gesichtspunkten vollständig zu beurtheilen sein. Für manche im Thierreiche vorkommende gleichnamige Erscheinungen mögen andere Thatsachen und andere Gesichtspunkte noch in Betracht kommen, auf welche einzugehen hier nicht der Ort ist. Abweichende Anschauungen, von wie mir scheint unnöthiger Complication sind mehrfach ausgesprochen worden. Vgl. darüber: Pringsheim, über d. Generationswechsel d. Thallophyten. Monatsber. d. Berliner Acad. Dcbr. 1876 und die dort angeführte fernere Litteratur.

§ 34. Die in Vorstehendem hervorgehobenen allgemeinen Erscheinungen kehren nun auch bei den Pilzen überall wieder, die bei diesen auftretenden sind mit anderen Worten nur Specialfälle im Pflanzenreiche allgemein verbreiteter, die Pilze, rein morphologisch betrachtet, »Pflanzen wie andere auch.« Das hat man seit den oben erwähnten reformatorischen Arbeiten Tulasne's nach und nach kennen gelernt. Diesem selbst konnte der Sinn und die Tragweite seiner Entdeckungen nicht von Anfang an nach allen Seiten klar sein. Er nannte daher die von ihm entdeckte Erscheinung die Pleomorphie, den Pleomorphismus der Pilzspecies, insonderheit ihrer Reproductionsformen, Ausdrücke welche weil sie die bekannt gewordenen Thatsachen klar bezeichnen und über dieselben nicht hinausgehen, durchaus gut und correct waren und auch heute noch sind wenn man von dem was Tulasne s. Z. behandelte reden will. Wenn sie vielleicht zu Missverständnissen beigetragen haben, so war das nicht Schuld ihres Autors, sondern derjenigen welchen das Verständniss mangelte.

Tulasne's Lehre von der Pleomorphie hat eine Zeit lang in der That unerhörten Staub aufgewirbelt. Auf der einen Seite war eine conservative Opposition selbstverständlich zu erwarten von Seiten derjenigen, welche bisher Pilzspecies untersucht und sich daran gewöhnt hatten solche in jeder abgerissenen Form mit irgend einer Sporenbildung zu finden, ohne auf die Frage nach Entwickelungsgang und genetischem Zusamhang überhaupt Rücksicht zu nehmen. Der agressivste Vertreter dieser conservativen Opposition war wohl Bonorden[1]; Andere zogen sich schüchterner hinter scheinbare Skepsis zurück.

---

1) Abhandlungen aus. d. Gebiete der Mycologie, Halle 1864. — Zur Kenntniss einiger d. wichtigsten Gattungen d. Coniomyceten u. Cryptomyceten. Halle 1860.

Auf der andern Seite gab das missverstandene Wort Pleomorphie enthusiastischen Naturen das Signal zu Extravaganzen. Es hiess »unserm Jahrzehnt war die Erklärung aller räthselhaften Pilzformen vorbehalten«[1]. Und wo nun zwei und mehr differente Pilzformen an einem Orte dicht bei einander oder nach einander erschienen sah man frischweg einen Fall der Pleomorphie einer Species und proclamirte ihn möglichst laut. Auch Culturversuche wurden in reichem Maasse unternommen und wiederum womöglich Alles was an einem absichtlich besäten Orte erwuchs in den Kreis der einen pleomorphen Species gestellt, an welche der Untersuchende zufällig dachte. Wechselte man bei solchen Culturen die Qualität des Substrates, so wechselten oft auch die geernteten Pilzformen. Und nichts konnte erwünschter sein, denn die Erscheinung der Pleomorphie schien ja jetzt auch physiologisch erklärt zu sein aus der Einwirkung der differenten physikalischen und chemischen Qualitäten des Substrats. So kamen Geschichten zu Stande wie die folgende: Saccharomyces Cerevisiae, der Pilz der Bierhefe, wächst in zuckerhaltigen Flüssigkeiten in der durch diesen Namen bezeichneten Form. Wird er von Fliegen gefressen, so bildet er sich in den Thieren zu den Anfängen von Entomophthora aus; diese entwickeln sich in dem todten Thiere auf feuchtem Substrat entweder zu der mit letzterem Namen bezeichneten Form (§ 45) oder zu Mucor (§ 41), fallen die Fliegen aber ins Wasser zu Achlya (§ 40). Aus Mucor kann endlich in zuckerhaltiger Flüssigkeit wiederum Saccharomyces entstehen, u. s. w.[2]. Bail, Hoffmann und vor allem Hallier sind die Hauptvertreter dieser extravagant pleomorphistischen Bestrebungen. Andere, welche die von diesen errungenen Lorberen nicht ruhen liessen, schlossen sich ihnen bescheidentlich an. Soweit jene Bestrebungen in Einzelfällen historisches Interesse haben werden sie in nachstehenden Abschnitten zu erwähnen sein. Soweit sie, wie besonders die Hallier'schen, nur der wissenschaftlichen chronique scandaleuse angehören, wird dies nicht geschehen. Eine früher gegebene Kritik[3]) dieser Dinge wird dieses Verfahren rechtfertigen.

Eine kritische Betrachtung dieser pleomorphistischen Extravaganzen musste sofort zeigen, dass es bei denselben nicht nur oft fehlte an der gehörig scharfen Unterscheidung der Formen, sondern dass auch nicht die nöthige Rücksicht genommen wurde auf das häufige gesellige Vorkommen mehrerer Species, auf die Möglichkeit, dass eine die andere verdrängt, dass eine auf der andern als Parasit sich entwickelt, auch dass fremde Sporen zufällig von aussen zu den gewünschten in eine Cultur gelangen können. Um dem letztern Uebelstand abzuhelfen wurden zwar grössere Abschlussapparate aus Glasglocken, Röhren u. dergl. construirt. Allein wenn von denselben auch zugegeben werden konnte, dass sie »mit absoluter Sicherheit arbeiteten«, so wurde bei ihrer Anwendung doch übersehen, dass mit Einführung des gewünschten lebenden Culturobjects in den Apparat auch unerwünschte Begleiter eingeführt werden und in der That kaum sicher fern gehalten werden konnten bei der unvollständigen Controle, welche ein nicht mikroskopischer Apparat gestattet. Das erste Postulat einer morphologisch-entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung, der Nachweis der zu irgend einer Zeit nothwendig vorhandenen organischen Continuität successiver Entwickelungzustände, bei welcher also das später auftretende Glied als ein Theil des nächstfrühern beginnt, dieser Nachweis wurde vernachlässigt oder selbst ausdrücklich für unausführbar erklärt[4]).

Dass die Kritik ihr Postulat gleichwohl nicht ändern konnte ist selbstverständlich; und dass die Ausführung desselben keineswegs unmöglich ist zeigen zahlreiche Unter-

1) S. Bot. Zeitg. 1856, p. 799.

2) Vgl. Bail, Ueber Krankh. d. Insecten durch Pilze. Ber. d. Vers. d. Naturforscher zu Königsberg. — Id. Die wichtigsten Sätze der neuern Mycologie. N. Act. Nat. Curios. Bd. 28.

3) Jahresber. über d. Leistungen u. Fortschr. d. Medicin, herausgeg. v. Virchow u. Hirsch, II. Jahrg. 1867, Bd. II, 1. Abth. p. 240—252; reproducirt in Bot. Zeitg. 1868, p. 686 ff. Vgl. auch die klare historische Darstellung von A. Gilkinet, in der hinter § 44 (Mucorinen) citirten Schrift.

4) Vgl. z. B. Bot. Zeitg. 1867, p. 351; auch de Bary, Ueber Schimmel u. Hefe, Berlin 1873.

suchungen, welche besonders seit dem Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches, theilweise aber auch schon viel früher ausgeführt worden sind. Sie haben zwar auch noch heute viel zu thun übrig gelassen, aber doch im allgemeinen Klarheit in die Sache gebracht und die Extravaganzen beseitigt. Die wissenschaftliche Methode nach welcher sie ausgeführt wurden und werden ist ganz selbstverständlich die der strengen Beobachtung des ganzen Entwickelungsganges in seiner Continuität, die Feststellung der zu irgend einer Zeit vorhandenen organischen Continuität seiner Theile; keine andere Methode als die, durch welche wir feststellen dass der Apfel ein Entwickelungsproduct des Apfelbaumes ist und vice versa; denn die Logik ändert sich nicht mit der Grösse der Objecte oder den benutzten Apparaten und Handgriffen. Die technischen Hülfsmittel, deren man sich bei Anwendung dieser Methode auf Pilze bedient, richten sich nach dem Einzelfall. Meistens sind mikroskopische Beobachtungen nothwendig weil es sich um kleine Objecte handelt, oft die directe Verfolgung der Entwickelung unter dem Mikroskop, in Objectträgerculturen oder in feuchter Kammer und unter Anwendung eines zugleich passend nährstoffhaltigen und durchsichtigen Culturbodens. Sorgfältig rein gehaltene Fruchtsäfte und Extracte frischer Thierexcremente (vulgo Mistdecoct), auch Zuckerlösungen mit zugesetzten Aschenbestandtheilen, oder mit solchen Flüssigkeiten durchtränkte Gelatine haben sich als für die meisten solchen Objectträgerculturen geeignete Substrate bewährt. Welches für den Einzelfall am besten passt, ist jedesmal mit Rücksicht auf die natürliche Anpassung der Species auszuprobiren. Anderes Culturverfahren als das angedeutete ist bei Beobachtung der meisten parasitischen Pilze anzuwenden, wie sich aus Abtheilung III ergibt. Um die Ausbildung des technischen Verfahrens oder der technischen Methoden bei der Pilzcultur, um die mikroskopische Pilzgärtnerei hat sich besonders Brefeld verdient gemacht, nachdem übrigens auch hierfür die Grundlagen schon in der 1. Auflage d. B. angedeutet worden waren.

Auch bei correcter wissenschaftlicher Methode können Irrthümer vorkommen und Controversen bestehen. Was von solchen in dem Nachstehenden erwähnt wird möge der Anfänger aber nicht verwechseln mit den derzeit beseitigten Pleomorphismus-Bestrebungen.

§ 35. Zur Terminologie sei hier noch folgendes nachgetragen. Sowohl bei den Pilzen als andern Gewächsen beginnt die Entwickelung eines neuen Bion sehr oft mit einer Zelle, welche sich von dem Mutterstock lostrennt oder wenigstens aus der ernährenden Verbindung mit ihm aussondert und dann, die nöthigen Bedingungen vorausgesetzt, zur Weiterentwickelung befähigt ist. Die Entstehung, der Bau solcher Zellen sind im Einzelnen sehr mannichfaltig, für jeden Specialfall sehr characteristisch. Die allgemeine Erscheinung bleibt aber bei alledem die gleiche und fordert daher einen allgemein bezeichnenden, nur auf diese Erscheinung Rücksicht nehmenden Ausdruck. Als solcher ist das Wort Spore, spora von C. Richard und Link eingeführt worden und, allen Aenderungsversuchen zum Trotz, thatsächlich immer im Gebrauch geblieben. Die Aenderungsversuche hatten zwar ihre gute Begründung. Sie gingen von der Erwägung aus, dass Sporen im Sinne Richard's und Link's bei einer und derselben Species in mehrerlei Formen und an ungleichen Orten des Entwickelungsganges gebildet werden können, und dass es gut sei, dieselben auch nach Bau, Entwickelung und nach den Homologien zu unterscheiden. Demgemäss unterscheidet A. Braun z. B. bei den chlorosporen Algen zwischen Sporen und Gonidien, Tulasne reservirt bei vielen Pilzen das Wort Spore katexochen für bestimmte Formen derselben und nennt andere Formen anders. Klar und scharf verfährt Sachs [1]), indem er, von der Betrachtung der

1) Lehrb. 4. Aufl.

Farne und Moose ausgehend, das Wort Spore für die in dem Sporophyton resp. Sporocarp dieser erzeugten und für die ihnen homologen Zellen der übrigen Gewächse reservirt, nicht homologe aber anders nennt (Gonidien, Brutzellen u. s. w.). Für das so klare und relativ eingeschränkte Gebiet der Farne und Moose lässt sich dieses Verfahren leicht durchführen, selbst wenn hier die Bildung anderer freier Reproductionszellen als der »Sporen« nicht auf ein thatsächlich verschwindend geringes Maass reducirt wäre. Für das Gesammtgebiet ist es zwar correct aber unpractisch; letzteres schon darum weil für niedere Thallophyten die Homologien vieler freier Reproductionszellen nicht bekannt sind, das Bedürfniss eines klaren allgemeinen Ausdrucks für die klar vorliegende Erscheinung aber gleichwohl bestehen bleibt.

Diesem Bedürfniss zu genügen fügen wir uns hier der Vox populi und nennen Spore ganz allgemein jede als solche frei werdende und zum neuen Bion direct entwickelungsfähige Einzelzelle, ohne Rücksicht auf Genesis und Homologie. Mit dieser Definition sind vom Begriff Spore ausgeschlossen alle noch befruchtungs- resp. copulationsbedürftigen Eier und Gameten und alle Zellen welchen männliche Sexualfunction unmittelbar zukommt. Unter denjenigen welche hiernach verbleiben, kann dann nach Zweckmässigkeit unterschieden werden, theils durch Compositionen mit dem Worte Spore, theils durch besondere Ausdrücke. Wo es angeht kann letzteren das Wort Spore auch schlechthin entgegengesetzt bleiben wie bei den Moosen und Farnen. Die Unterscheidung wird nach verschiedenen Beziehungen zu treffen und je nach diesen eventuell dieselbe Spore mit verschiedenen Worten zu benennen sein, wie das ja auch für jedes andere Ding gilt. Beispielsweise wäre also zu unterscheiden:

1. nach den Sexualbeziehungen

   a) Sporen welche sexuell befruchtete Eier sind: Oosporen nach Pringsheim's glücklich gewähltem Ausdruck; oder Product der Copulation zweier gleichwerthiger Eizellen (Gameten): Zygosporen.

   b) Nicht unmittelbar geschlechtlich entwickelte: alle übrigen.

2. Nach dem Bau: Schwärmsporen und nicht schwärmende (vgl. oben, Cap. III) und viele Specialformen.

3. Nach der Stellung im Entwickelungsgang, der Homologie. Bei manchen Lebermoosen, z. B. Scapania nemorosa, ist zu unterscheiden zwischen den in der Frucht erzeugten Carposporen (Sporen schlechthin) und den blattbürtigen, gewöhnlich Brutzellen, Gonidien genannten. Man kann diese Ausdrucksweise verallgemeinern für alle den Entwickelungsrhythmus der Hauptreihe zeigenden Gewächse. Carposporen heissen alsdann die den aus dem Archicarp direct erwachsenden Entwickelungsabschnitt repräsentirenden oder seine Entwickelung typisch abschliessenden Sporen — also die Oosporen der Algen, die »Sporen« der Moose und Farne, die Carposporen der Florideen; — Gonidien die übrigen, also die Tetrasporen der Florideen, die meisten Schwärmsporen der Algen, die diesen homologen in nachstehenden Capiteln zu schildernden Sporen vieler Pilze, für welche derzeit meist der von Fries eingeführte Ausdruck Conidien gilt.

4. Nach dem Entwickelungsmodus; also für Pilze z. B. Ascosporen, Thecasporen; Acrosporen u. s. w.

Nach diesen verschiedenen Bezeichnungen wäre z. B. die Gonidie (3) von Oedogonium und Vaucheria eine Schwärmspore (2); die Oospore dieser Genera eine nichtschwärmende, desgleichen die Zygospore von Spirogyra; aber die Zygospore von Acetabularia, Botrydium ist eine Schwärmspore; alle Oosporen sind zugleich Carposporen, u. s. w. Die sub 3. angedeutete Terminologie kommt der Sachs'schen anscheinend so nahe, dass gefragt werden kann warum nicht principaliter letztere hier als Grundlage genommen sei. Es möge daher nochmals der fundamentale Unterschied hervorgehoben werden, welcher darin besteht, dass bei Sachs Sporen und Gonidien als differente Dinge nebeneinander stehen, während hier Carposporen und Gonidien dem allgemeinen Begriff Spore als Specialerscheinungen untergeordnet sind. Ein Wort für jenen allgemeinen oben festgestellten Begriff kann eben nicht entbehrt werden aus sehr practischen, zum Theil schon angedeuteten, zum Theil noch unten z. B. bei den Basidiomyceten darzulegenden Gründen. Die hier vorgeschlagene Terminologie ist daher auch keineswegs, wie bei einseitiger Betrachtung der Farn-, Moos- oder einiger Algentypen scheinen mag, überflüssig.

Die vorstehende terminologische Skizze gibt ein Schema, welches von den die Regel bildenden thatsächlichen Erscheinungen abstrahirt und auf diese anwendbar ist. Die reich gegliederte Wirklichkeit ist aber nicht nach einem Schema gearbeitet. Es gibt Uebergänge zwischen den schematisch getrennten Erscheinungen, Ausnahmen von der Regel, keine Terminologie kann allen diesen gleichmässig Rechnung tragen. In solchen Fällen ergibt sich von selbst die Nothwendigkeit, die systematische Terminologie nach jedesmaliger Zweckmässigkeit zu modificiren. Das ist hier sowohl als auch für die in folgendem Capitel zu besprechenden Dinge nicht zu vergessen.

Eine Spore entwickelt sich unter günstigen Bedingungen weiter. Den Anfang dieser Weiterentwickelung nennt man die Keimung. In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle besteht diese, morphologisch betrachtet, in der Ausbildung eines biontisch einheitlichen vegetativen Körpers, wie z. B. bei der oben (§ 31) beschriebenen Austreibung von Keimschläuchen bei Pilzsporen. Es gibt aber auch andere Fälle. Nicht nur solche, in denen das aus einer Spore erwachsende Pflänzchen morphologisch rudimentär bleibt um in diesem Zustande in besonderen Functionen aufzugehen, wie bei den keimenden Androsporen heterosporer Pteridophyten, oder den Pollensporen der Blüthenpflanzen; sondern auch andere, in welchen die Spore bei der Keimung direct wiederum Sporen als Tochterzellen erzeugt und in deren Bildung völlig aufgeht wie für Pilze ebenfalls im § 31 schon angedeutet worden ist. Mit andern Worten wird in solchen Fällen die Spore bei der Keimung zur Mutterzelle oder zum Behälter von Sporen nächsthöherer Generation, zum Sporangium wie solche Behälter allgemein genannt werden. Dasselbe Ding ist, nach den angegebenen verschiedenen Beziehungen betrachtet, mit gleichem Rechte entweder Spore oder Sporangium zu nennen. Die gleiche Erscheinung kann bei Sporen verschiedensten morphologischen Werthes vorkommen, z. B. Oosporen (Oedogonium, Sphaeroplea), Gonidien (Cystopus). Streng homologe

Sporen, selbst nah verwandter Arten können die einen zu Sporangien, die andern zum Thallusanfang werden (Gonidien von Peronospora vgl. § 37, Oosporen von Oedogonium einerseits, von Vaucheria andrerseits). Auf die Homologie zwischen der sporenbildenden Oospore von Oedogonium und der Sporenfrucht der Moose wurde schon oben hingewiesen, man kann nach derselben jene auch eine Sporenfrucht einfachster Art nennen. Also der fernere Name nach einer fernern Beziehung. Es kommt darauf an sich über diese nach verschiedenen Gesichtspunkten überall nothwendig wechselnden Ausdrucksweisen im allgemeinen klar zu werden, dann findet sich auch im Einzelfall der jedesmal zweckmässige Terminus. Für die Betrachtung der oft so vielerleisporigen Pilze wird es nützlich sein dies vorausgeschickt zu haben.

Historisches und Kritisches zur Terminologie. Das Wort Spore, sammt seinen terminologischen Consequenzen wie Sporangium u. s. w., findet sich zuerst wohl von Hedwig, in der Descriptio musc. frondos. Lips. 1787, und zwar gleichbedeutend und promiscue mit Semen angewendet. Unter der Form Sporula wird es dann von L. C. Richard (Démonstr. bot. ou Analyse du fruit 1808) eingeführt und zwar bestimmt definirt für die den Samen functionell entsprechenden Körperchen der agamen oder eines Embryo entbehrenden Pflanzen. Link (Elem. Phil. bot. 1829) führt wiederum die Worte Spora, Sporangium ein; dazu Sporidium für Dinge von denen nicht klar sei ob Spore oder Sporangium; bei Pilzen nennt er (l. c. p. 359) z. B. die acrogenen Sporen von Penicillium, Aspergillus Sporidien. Mit der Ausbildung der Zellenlehre ergab sich dann die Erkenntniss von selbst, dass die Sporen reproductive Zellen sind. Fries (Syst. Mycol.) gebraucht für die Sporen der Pilze gewöhnlich das Wort Sporidium. Berkeley (Introd. to Crypt. Bot. p. 269) nennt die endogen gebildeten Sporen Sporidia die acrogenen Sporen. Derartige Versuche, für bestimmte Einzelerscheinungen das Wort Spore zu reserviren haben sich öfter wiederholt. Aus dem im Texte oben angegebenen Grunde konnte keiner entschieden durchdringen. Die im § 31 festgehaltene Ausdrucksweise, welche das Wort Sporidium auf die von Promycelien abgegliederten Sporen einschränkt, wurde von Tulasne in seiner Arbeit über Uredineen und Ustilagineen eingeführt. Bei solchen Species, von welchen man verschiedene Arten von Sporen kennen gelernt hatte, wurde seit lange von den Autoren die verschiedene Stellung derselben im Entwickelungsgang, die verschiedene Homologie wie wir jetzt sagen, mehr oder minder klar erkannt oder durchgefühlt. Der Ausdruck Spore, resp. Sporidium wurde alsdann eingeschränkt auf jene, welche den Moossporen homolog gelten konnten, mit diesen gleiche »Dignität« hatten oder, wenn auch irrthümlicher Weise, zu haben schienen. Das wird zwar nirgends klar ausgesprochen, liest sich aber überall zwischen den Zeilen. Die im Verlaufe des durch Bildung dieser »Sporen« abgeschlossenen Entwickelungsganges auftretenden anderen Sporen mussten daher einen anderen Namen haben. Wallroth (Naturgesch. d. Flechten, 1825) führte, freilich auf Grund missverstandener Beobachtungen (vgl. Abth. III) den Ausdruck Gonidien dafür ein und dieser ist, mit mancherlei Verschiebungen, beibehalten worden oder immer wiedergekehrt, wie schon oben zum Theil hervorgehoben wurde. Man vergleiche die allerdings wiederum unklaren Auseinandersetzungen in Kützing's Phycologia generalis (1843), sodann A. Braun, Verjüngung, p. 143 u. A. Für die Pilze hat Fries — Syst. mycol. Vgl. besonders Bd. III, p. 234 u. 263 — dem Worte Gonidium das (übrigens schon ältere) Wort Conidium substituirt. Er spricht sich auch klar dahin aus, dass die Conidien den Gonidien der Nichtpilze entsprechen.

Das hauptsächlichste und klarste Beispiel für solche Conidien waren für Fries die Erysiphen (l. c. 234). Da bei diesen die Conidien durch acrogene Abgliederung entstehen scheint Fries diese Entstehungsweise überhaupt als die alleinige für Conidien anzunehmen und hiernach die Benennung gewählt zu haben, weil solche abgegliederte Sporen ein Pulver, einen Staub, κονία auf ihren Trägern bilden. Nicht als ob alle acrogen abgegliederten Sporen den Werth von Conidien hätten, aber umgekehrt entständen alle Conidien acrogen. Da diese Anschauung in der That oft zutrifft, und der Mensch erziehungs-

gemäss gewaltig unter dem Einfluss des Wortes steht, so hat die Fries'sche Benennung unschuldiger Weise zu Confusion Anlass gegeben, indem für Conidien acrogene Entstehung einerseits postulirt, andererseits acrogen entstandene Sporen als Conidien anderen, endogen entstandenen gegenübergestellt wurden, trotz der evidentesten Homologie von beiden. So zB. bei Mucorinen. Vgl. z. B. Brefeld, Schimmelpilze, IV, 141 ff. u. unten § 41—44.

Es ist nach dem Auseinandergesetzten absolut klar, dass nur die Homologie und nicht der Entstehungsmodus über die Qualification hier entscheidet, und dass eine Conidie ebensogut endogen, selbst in einem Ascus entstehen könnte, wie acrogen. Aus diesen Gründen ist der terminologische Griff von Fries ein wenig glücklicher, und dürfte es sich empfehlen, das Wort Conidien überhaupt zu beseitigen und durch Gonidien zu ersetzen. Die angedeutete Confusion wird hierdurch vermieden, und für Pilze und Nichtpilze homologe Dinge mit einem und demselben allgemein applicabeln Namen gleichmässig benannt. Auf die specielle Terminologie der Flechten, in welcher das Wort Gonidium bisher einen besonderen Sinn hatte ist derzeit nicht mehr Rücksicht zu nehmen weil es hier, in anderem Sinne als anderwärts angewendet, nicht nur überflüssig sondern geradezu verwerflich ist, wie in der III. Abtheilung gezeigt werden soll. Zudem ist aber seine Anwendung in dem vorstehend bezeichneten Sinne nur eine Restititution derjenigen Bedeutung, welche ihm sein Urheber Wallroth, freilich in Missverstehung der Thatsachen, hat geben wollen.

Für mancherlei hierher gehörige Einzelheiten mag noch auf Tulasne's Carpologie Vol. I, Cap. VI verwiesen werden.

§ 36. Nach den oben angegebenen leitenden Gesichtspunkten und dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse ordnet sich die Uebersicht über den Entwickelungsgang der Gruppen folgendermaassen.

I. Ascomyctenreihe.

1. Peronosporeen (nebst Ancylisteen und Monoblepharis).
2. Saprolegnieen.
3. Mucorinen oder Zygomyceten.
4. Entomophthoreen.
5. Ascomyceten.
6. Uredineen.

II. Von der Ascomycetenreihe divergirende oder der Stellung nach zweifelhafte Gruppen.

7. Chytridieen.
8. Protomyces und Ustilagineen.
9. Zweifelhafte Ascomyceten (Saccharomyces etc.).
10. Basidiomyceten.

Die Gruppen 1—4 sind, ihres näheren Anschlusses an Algen wegen, unter dem Namen Phycomyceten zusammengefasst worden.

Von denen in Kategorie II sind 7 und 8 im Anschluss an die Phycomyceten zu behandeln; 9 selbstverständlich im Anschluss an 5, 10 im Anschluss an 6.

Capitel V. Vergleichende Uebersicht der einzelnen Gruppen.

Peronosporeen.

§ 37. Von den Peronosporeen leben einige Pythium-Arten in todten Thier- und Pflanzenkörpern; die meisten als Schmarotzer in den Geweben phanerogamer Pflanzen, hier vorzugsweise intercellular, manche Arten, z. B. Phytophthora omnivora auch in den Zellen verbreitet. Der vegetative Thallus besteht aus reich und regellos verzweigten Schläuchen, welche anfangs querwandlos, später, zur Zeit der Fruchtbildung durch relativ wenige und gleichfalls regellos gestellte Querwände gekammert sind. Viele der parasitischen Species treiben von den Flanken der intercellulären Thallusschläuche aus zahlreiche, nach Species verschieden gestaltete Zweiglein als Haustorien ins Innere der angrenzenden Zellen. Vgl. Fig. 8, S. 21. Der Thallus schliesst seine Entwickelung ab mit der Bildung von Sexualorganen; weiblichen, den Archicarpien oder Oogonien in welchen je ein Ei gebildet wird, und Antheridien, den männlichen Organen, durch welche das Ei befruchtet wird um sich dann zur Oospore auszubilden. Diese Organe zeigen zumal in ihrem Verhalten bei dem Befruchtungsprocess, nach Genera nennenswerthe Verschiedenheiten. Sie seien zuerst für die Gattung Pythium beschrieben.

Die Oogonien (Fig. 61, 62) entstehen hier als terminale oder intercalare kugelige Anschwellungen der Thallusschläuche. Ihre Oberfläche bleibt dabei glatt oder wird bei manchen Species durch spitze Aussackungen stachelig. Ihre Cellulosewand wird mässig stark. Haben sie ihre volle Grösse erreicht, so grenzen sie sich durch eine, bei intercalarer Stellung durch zwei Querwände ab, sie sind alsdann von dichtem, an Fettkugeln reichem Protoplasma erfüllt (Fig. 61, I). In diesem beginnt bald nach der Abgrenzung eine langsam fortschreitende Sonderung; das dichte Protoplasma mit sämmtlichen Fettkugeln rückt von der Wand des Oogons gegen die Mitte und sammelt sich hier zu einer glatten von einer zarten hyalinen Hautschicht umgebenen Kugel, dem Ei. Der Raum zwischen seiner Oberfläche und der Oogonwand bleibt von einer spärlich körnigen, hyalinen und daher oft leicht zu übersehenden Protoplasmamasse, dem Periplasma erfüllt (Fig. 61, II, III; 62). Ohngefähr gleichzeitig mit der Abgrenzung jedes Oogoniums beginnt die Ausbildung von mindestens einem, ihm fest ansitzenden Antheridium (Fig. 62, *n*; 61). Dieses ist im einfachsten Falle eine jüngere Schwesterzelle des Oogoniums, entstanden durch Abgrenzung des an dieses nächstangrenzenden Stückes des Tragfadens; terminale Oogonien sitzen ihm also auf wie einer Stielzelle, die im übrigen gerade bleiben (vgl. Fig. 67, S. 151) oder characteristische Krümmung erhalten kann. In einer andern Reihe von Fällen ist das Antheridium die Endzelle eines besonderen Thallusastes, welcher gegen das Oogon wächst und sich ihm fest anlegt; und zwar ist dieser Ast entweder ein dicht bei dem von ihm versorgten Oogon von demselben Träger entspringendes, gegen letzteres hin gekrümmtes Zweiglein, oder er entsteht an einem beliebigen andern, dem Träger des Oogons

nur örtlich nahen Thalluszweige. Diese Gestalt- und Insertionsverhältnisse wechseln theils nach Species theils nach Individuen; ebenso die Zahl der zu

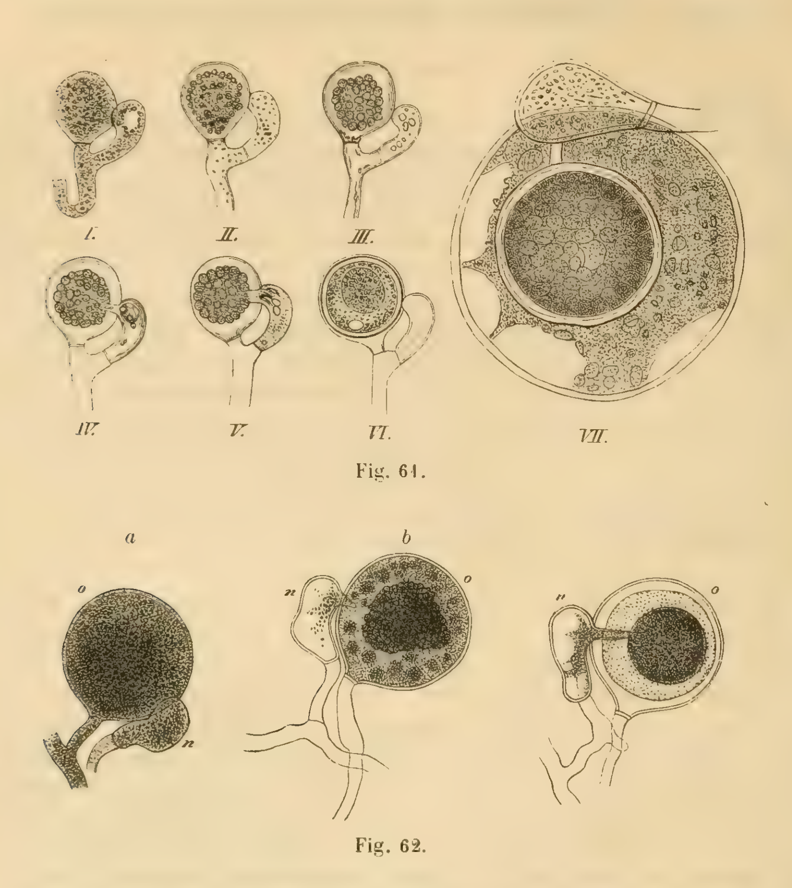


Fig. 61.

Fig. 62.

Fig. 61. Oosporenbildung und Befruchtungsvorgänge von Peronosporeen. *I.—VI.* Pythium gracile, successive Zustände eines Oogoniums. *I.* Oogonium erwachsen, rechts von demselben ist ein Antheridienzweig angelegt aber noch nicht abgegrenzt. *II.* Antheridium durch eine Querwand abgegrenzt. *III.* Im Oogonium hat sich die Eiballung vollzogen, zwischen Ei und Oogoniumwand eine dünne Periplasmazone. *IV.* Das Antheridium hat den Befruchtungsschlauch getrieben, am Ei ist ein heller Empfängnissfleck sichtbar. *V.* Uebertritt des Gonoplasmas aus dem Antheridium in das Ei. *VI.* Reife Oospore mit einer derben Membran umgeben, sie füllt den Raum des Oogoniums fast ganz aus. (Vergr. ca. 800mal). *VII.* Peronospora arborescens (Vergr. 600mal), ein Oogonium mit anliegendem Antheridium, das einen Befruchtungsschlauch getrieben hat. Das Ei ist bereits mit derber Membran umgeben (also befruchtet), ausserhalb desselben ist eine relativ breite Periplasmazone; das Periplasma zieht sich zur Bildung des Exospors um die Ooospore zusammen.

Fig. 62. Peronospora Alsinearum Casp. Vergr. gegen 350mal. Geschlechtsorgane. *a* jugendlicher Zustand. *b* Bildung des Eies und des Befruchtungsschlauches. *c* nach der Befruchtung: Periplasma durch die Präparation etwas zusammengezogen, Befruchtungsschlauch in diesem Exemplar besonders dick. — *n* Antheridium. *o* Oogonium.

einem Oogon gehenden Antheridien, welche oft 2, bei P. megalacanthum bis 6 betragen kann.

Das Antheridium hat eine unverdickte Cellulosewand und zunächst wandständiges, körniges, von dem des Thallus nicht unterscheidbares Protoplasma. Es treibt dann, nach Formung des Eies in dem Oogonium, von der Ansatzfläche aus ins Innere dieses einen zarten, cylindrischen oder conischen schlauchförmigen Fortsatz, den Befruchtungsschlauch, welcher bis zur Oberfläche des Eies wächst, diesem mit seinem Scheitel sich fest aufsetzt und sich später an dieser Stelle öffnet. Bald nach Entstehung des Schlauchs erfolgt im Protoplasma des Antheridium eine Sonderung: die grössere und dichter körnige Masse rückt in die Mitte des Innenraums, hier einen unregelmässigen, nicht scharf umschriebenen Strang bildend, das Gonoplasma; eine zarte Schicht (Periplasma) verbleibt als Wandbeleg. Nun wandert das Gonoplasma durch den mittlerweile geöffneten Befruchtungsschlauch in das Ei, meist langsam, aber binnen 1—2 Stunden vollständig übertretend. Wo mehr als ein Antheridium vorhanden, entleeren meist (nicht immer) sämmtliche ihr Gonoplasma in das Ei, eines nach dem andern. Mindestens ein sich entleerendes Antheridium ist an normalen, d. h. überhaupt ein Ei ausbildenden Exemplaren ausnahmslos vorhanden. Die Lebensfunctionen des Antheridiums sind mit seiner Entleerung zu Ende. Das Ei ist alsbald mit derber Cellulosemembran umgeben und reift nun zur Oospore heran (Vgl. Fig. 61, III—VI). Bei der Gattung Phytophthora verläuft die Entwickelung in jeder Hinsicht ähnlich wie bei Pythium, mit dem Unterschiede jedoch, dass nur eine minimale, vorher nicht deutlich gesonderte Plasmaquantität durch den Befruchtungsschlauch in das Ei übertritt. Ph. omniovora zeigt die bemerkenswerthe Erscheinung, dass Oogonium und zugehöriges Antheridium fast gleichzeitig neben einander entstehen und dann im Verbande mit einander heranwachsen. Bei Peronospora sind die sichtbaren Erscheinungen der Entwickelung und Befruchtung wiederum wesentlich die gleichen, nur ist ein Uebertritt von Protoplasma in das Ei nicht direct sichtbar, und ist das Periplasma in dem Oogonium weit reichlicher und dichter als bei den erstgenannten Genera (Fig. 61, VII, 62). Die Cystopusarten endlich verhalten sich den deutlich sichtbaren Erscheinungen nach wie Peronospora, bedürfen jedoch für die Details noch genauerer Untersuchung.

Bei den drei erstgenannten Genera erfolgt mit Beginn der Reifung eine Umlagerung der Protoplasmabestandtheile des Eies und führt zu folgendem Bau der reifen Oospore (Vgl. Fig. 61, VI u. § 40, Fig. 69 *c*). Die Membran wird dicker und aus zwei Hauptlagen, Epi- und Endosporium zusammengesetzt; letzteres bei Peronospora meist im Wasser gelatinös quellbar, beide Cellulosereaction zeigend. Die ursprünglichen Fettkugeln sind zerfallen, ihre Substanz hat sich aber gesammelt zu einer relativ grossen, die Mitte des Sporenraumes einnehmenden blass umschriebenen und schwach lichtbrechenden Kugel. Der Raum zwischen dieser und der Membran wird erfüllt entweder von gleichmässig feinkörnigem Protoplasma, oder eine solche Protoplasmaschichte bekleidet die Wand, wird aber von der centralen Fettkugel durch eine wasserhelle Zone getrennt. In der wandständigen Schicht, und zwar dicht an die Membran

grenzend, tritt endlich mit der Reife ein runder oder länglicher vollkommen wasserheller Fleck auf. Seine Bedeutung ist unklar; vielleicht ist es ein Zellkern, welcher auch schon bei der ersten Formung des Eies als heller im Centrum stehender Körper sichtbar und an diesem Orte später verschwunden ist.

Das Periplasma ist bei Pythium und Phytophthora an der Reifung der Oospore nicht merklich betheiligt; es umgibt letztere als spärlich körnige, unscheinbare Masse. Bei Pernospora (Fig. 61, VII, 62) dagegen entwickelt es sich zu einer die reife Oospore als Hülle eng umschliessenden, derben, meist intensiv braunen Membran, dem Exosporium, welches nach Species verschiedene, characteristische Oberflächensculptur und Structur erhält. Cystopus verhält sich in letzterer Beziehung jedenfalls sehr ähnlich wie Peronospora, bedarf jedoch auch für die Structur der reifen Oosporen noch genauerer Untersuchung. — Die Wand des Oogoniums erfährt bei der Oosporenreife keine characteristischen Veränderungen; meist geht sie in Zersetzung über; bei manchen Peronosporen ist sie schon zur Zeit der Eibildung stark verdickt und mag auch nach der Reife persistiren.

Die Oosporen keimen, nach längerem Ruhezustand, unter Wasser: bei manchen Arten ausschliesslich indem sie einen Keimschlauch treiben, welcher auf günstigem Boden direct wieder zu einem dem mütterlichen gleich fructificirenden Thallus heranwächst; so Pythium de Baryanum, Artotrogus, Peronospora Valerianellae. Bei anderen Species wird die keimende Oospore immer ganz zum Sporangium, ihr Protoplasma theilt sich simultan in mehrere bis viele Sporen, welche schwärmend aus einem vorher getriebenen schlauchförmigen Fortsatz befreit werden und nach kurzer Bewegungsdauer ebenfalls jede zum fructificirenden Thallus heranwachsen können: Cystopus candidus (Fig. 63). Bei einer dritten Anzahl von Arten zeigt ein Theil der Oosporen den ersten, ein anderer Theil den zweiten Modus der Keimung, manchmal augenscheinlich je nach Einwirkung äusserer Ursachen: z. B. Pythium vexans, gracile. Eine vierte Gruppe zeigt einen zwischen dem ersten und zweiten in gewissem Sinne intermediären nachher noch zu besprechenden Modus der Keimung: Pythium proliferum, Phytophthora omnivora.

Mit den beschriebenen Erscheinungen ist der Entwickelungskreislauf abgeschlossen und thatsächlich beschränkt sich bei manchen Arten der ganze Entwickelungsgang auf dieselben; wenigstens haben zahlreiche Beobachtungen bei ihnen nichts weiteres finden lassen. So bei Pythium vexans, Artotrogus. Man kann sich daher für die ganze Gruppe das Wesentliche des Entwickelungsganges auf jene Erscheinungen beschränkt vorstellen.

Bei den meisten Species verhält es sich aber thatsächlich anders, insofern in den Entwickelungsgang reichliche Bildung von Propagationszellen, Gonidien, eingeschaltet ist. Bei einigen Arten ist diese sogar factisch ein nothwendiges Glied des Gesammtentwickelungsganges; der von der Oospore getriebene Keimschlauch bildet sich zu einem kleinen rudimentären Pflänzchen aus (man kann sagen Promycelium wenn man will, vgl. S. 118), dieses bildet einige Gonidien und stirbt dann ab, aus den Gonidien aber erwachsen neue, vollständige und fruchtbare Pflanzen. So Phytophthora omnivora, Pythium proliferum, welche den vorhin als intermediär erwähnten Keimungsmodus re-

präsentiren. Die ganz überwiegende Mehrzahl der Arten, auch die beiden letztgenannten, bildet die Gonidien nicht, resp. nicht nur wie oben beschrieben als Endglieder einer rasch vergänglichen Wechselgeneration, sondern als accessorische Producte jedes normal entwickelten Thallus, meist in grosser, wenn sie keimen die Propagation der Species gewaltig fördernder Menge und in so characteristischen Formen, dass Species- und besonders Gattungscharactere vorwiegend von der Gonidienbildung zu entnehmen und die wenigen dieser entbehrenden Species nicht ohne Schwierigkeit zu classificiren sind.

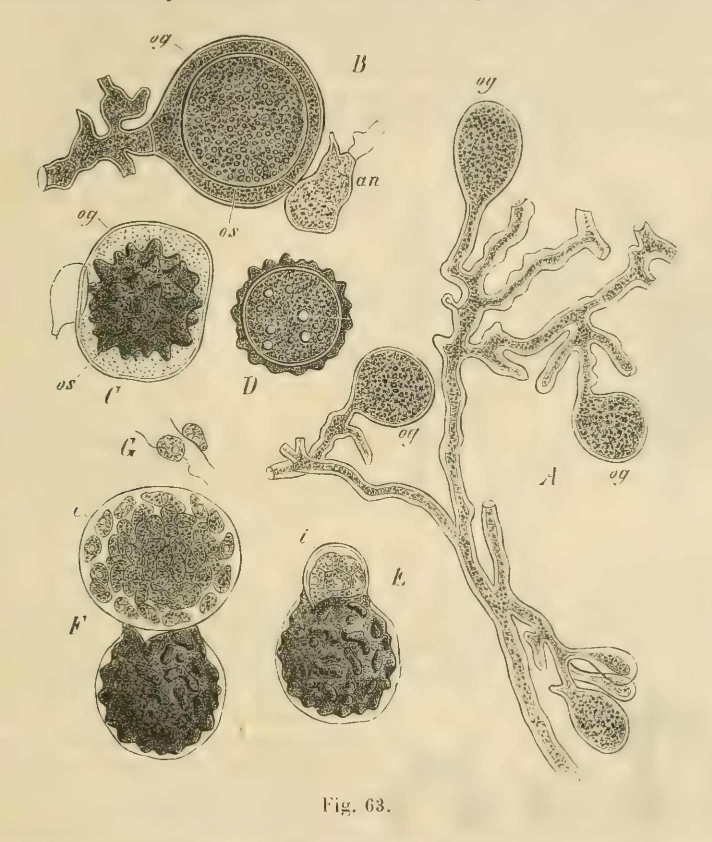


Fig. 63.

Nach Genera und Subgenera geordnet ist die Gonidienbildung der Peronosporeen in den Hauptzügen folgende.

Pythium. Eine gewöhnlich auf einem Zweige terminale persistente Zelle, durch eine Querwand abgegrenzt, wird zur Sporenmutterzelle (Sporangium). Die gelatinös verdickte Wand ihres Scheitels wird plötzlich ausgedehnt zu einer dünnwandigen kugeligen Blase und gleichzeitig strömt in diese rasch, binnen höchstens einigen Minuten, das ganze, vorher ungetheilte oder nur transitorische Theilungsanfänge zeigende Protoplasma ein, um sich alsbald in eine Anzahl Schwärmsporen aufzutheilen, welch' letztere die zarte, ver-

Fig. 63. Cystopus candidus 400mal vergr. *A* Mycelium mit jungen Oogonien *og*; *B* Oogonium *og* mit Ei *os* und Antheridium *an*; *C* reifes Oogonium; *D* reife Oospore, opt. Längsschnitt; *E*, *F*, *G* Schwärmsporenbildung aus Oosporen; *i* Endospor.

quellende Blase verlassen, um schliesslich zu keimen. Die Sporangien sind bei den einen Species ähnlich wie die Gonidien von Phytophthora (Fig. 64) gestaltet: runde oder ovale Blasen mit hals- oder schnabelförmig ausgezogenen Ende, in dessen Scheitel dann die Schwärmsporenbildung stattfindet; bei andern grenzt sich ein beliebiges, oft sehr langes Stück des cylindrisch-fadenförmigen Thallusschlauchs zum Sporangium ab, und sein Schwärmer bildender Scheitel ist dann ein leicht knopfförmig verbreitertes, sonst durch keinerlei besondere Gestalt ausgezeichnetes Zweigende. Die Anordnung der Sporangien lässt meist keine strenge Regelmässigkeit erkennen; bei Arten mit blasigen Sporangien wächst nicht selten der Tragfaden von der Insertionsstelle des leeren Sporangiums in dieses hinein oder der Länge nach durch dasselbe, um dann ein neues terminales Sporangium zu bilden, wie bei Saprolegnia. (Vgl. S. 49). Einigermaassen regelmässige Anordnung und Succession kommt nur bei einer Art, P. intermedium vor, und zwar in zweierlei Form, nämlich indem Sporangien auf einem Thalluszweige sympodial-succedan, mit gestreckten Zwischenstücken gebildet, wie S. 49 und 69 beschrieben, oder reihenweise-succedan abgegliedert (S. 70) werden. Bei letzterer Art trennen sich die Sporangien leicht und häufig mit ihrer Abgrenzung von ihrem Träger ab, so dass man sie mit gleichem Rechte Sporen nennen kann. Letzteres um so mehr, als sie — unter bestimmten äusseren Bedingungen — statt der Schwärmerbildung direct einen Keimschlauch treiben können. Auch P. de Baryanum bildet oft an Stelle der Sporangien diesen gleich gestaltete, direct keimschlauchtreibende Sporen resp. Gonidien.

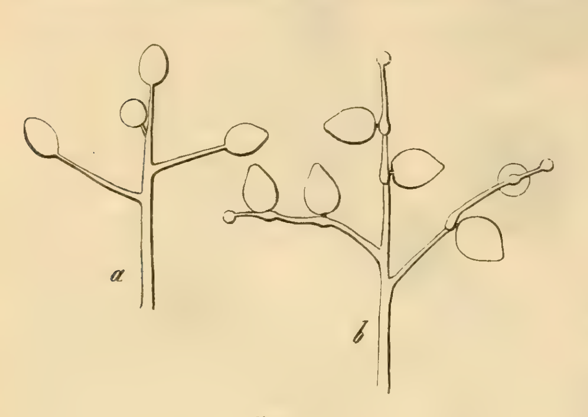


Fig. 64.

Phytophthora. (Fig. 64, 65). Solitäre oder in kleinen Büscheln bei einander entspringende Zweige des Thallus übernehmen als eigenartige Träger die Bildung von Gonidien. Sie treiben meist einige monopodial geordnete Aeste und jeder dieser, oder auch der unverästelte Träger, bildet dann, sympodial-succedan und mit gestreckten Zwischenstücken eine Anzahl von Gonidien; seltener kommen zufällige unbedeutende Abweichungen hiervon vor. Die Gonidien werden der Regel nach als Sporen abgegliedert, werden aber bei der (unter Wasser erfolgenden) Keimung zu Schwärmsporangien. Die Bildung der Schwärmer erfolgt nicht wie bei Pythium, sondern innerhalb der ursprünglichen Membran des Sporangiums; jene verlassen letztere durch eine apicale Oeffnung. Als häufige Ausnahme erfolgt an den von den Trägern abgegliederten Sporen die Keimung in Form directer Schlauchaustreibung.



Fig. 65.

Fig. 64. Phytophthora infestans. Ende zweier Fruchthyphen. *a* Bildung der ersten Gonidie auf jeder Zweigspitze. *b* Auf jedem Zweige zwei Gonidien reif, die Bildung der dritten beginnend. Vergr. etwa 200.

Fig. 65. Phytophthora infestans. *a* Sporangium, in Wasser liegend, nach vollendeter Theilung. *b* Austritt der 10 schwärmenden Sporen aus demselben. *c* Sporen während der Bewegung. *d* solche zur Ruhe gekommen und zu keimen beginnend. Vergr. 390.

Peronospora. Gonidienträger wie bei Phytophthora angeordnet, regelmässig und gewöhnlich reich verzweigt, schnüren auf jedem Zweigende e i n e Spore ab und gehen dann zu Grunde. Die abgegliederten Gonidien verhalten sich bei der Keimung (in Wasser) nach Species verschieden

a. bei einer Anzahl ganz wie bei Phytophthora

b. bei den meisten Arten direct einen Keimschlauch treibend entweder aus der Spitze oder seitlich, nie Schwärmer bildend.

c. Eine Intermediärform zwischen *a.* und *b.* stellen die S. 120 erwähnten plasmatoparen Species dar, zumal im Anschluss an jene unter *b.* mit apicalem Keimschlauch.

Cystopus. Büschelig geordnete, keulenförmige Zweige gliedern auf ihrem Scheitel Gonidien in einfacher langer Kette ab, Fig. 66 und 33 (S. 70). Sie sind in grosser Zahl dicht und parallel zusammengeordnet zu ausgedehnten Hymenien (§ 12). Die Gonidien keimen n u r mittelst Schwärmerbildung. Nur das Endglied einer jeden Kette verhält sich (vielleicht mit Ausnahme des C. candidus) anders, es ist derbwandiger als seine jüngern Schwestern, protoplasmaarm und keimungsunfähig. Tulasne's Angabe[1]) über Schlauchkeimung und eigenthümliche Gestalt der Endglieder bei C. Portulacae hat sich nicht bestätigt. Da die Gonidienreihen von Cystopus unter der Epidermis phanerogamer Pflanzen ihre Entwickelung beginnen und jene erst später durchbrechen, dienen jene derberen Endglieder den nachrückenden jüngern Schwestern augenscheinlich zum Schutze.

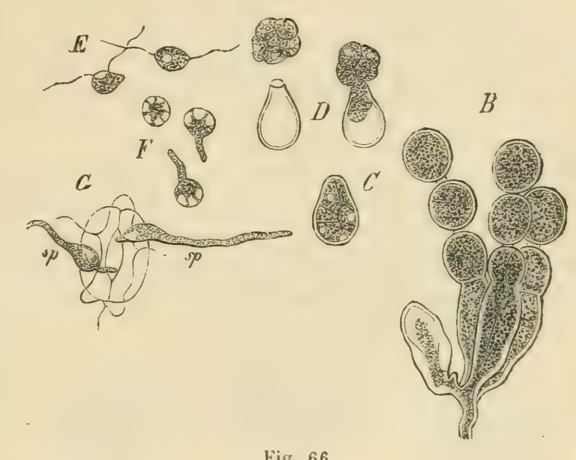


Fig. 66.

Die übrigen unter den Peronosporeen derzeit etwa noch zu unterscheidenden Genera schliessen sich in Bezug auf die hier zu behandelnden Dinge den besprochenen vollständig an.

In allen diesen Fällen wächst jeder aus einer Gonidie direct oder durch Vermittelung der Schwärmer hervorgehende Keimschlauch auf günstigem Nährboden zu einem Thallus heran, welcher mit Oosporenbildung abschliesst, nachdem er vorher wiederum Gonidien gebildet hatte. Minder günstige Vegetationsbedingungen lassen es oft zwar zur üppigen Thallus- und Gonidien-

Fig. 66. C y s t o p u s c a n d i d u s Lév. *B* Gonidienträger. *C* Gonidie im Begriff zu keimen, d. h. Schwärmsporen zu bilden. Die Theilung des Protoplasma ist fertig. *D* Austritt der Schwärmsporen. *E* In Bewegung befindliche, *F* auf Objectträger zur Ruhe gekommene und keimende Schwärmsporen. *G* Zwei in eine Spaltöffnung von Lepidium sativum eingetretene Keimschläuche. Die Spaltöffnung resp. Epidermis ist von ihrer Innenfläche gesehen und die Sporen von denen die Keimschläuche kommen sitzen auf der Aussenfläche an der Spaltöffnung. Vergr. 400.

1) Second Mémoire sur les Urédinées. Ann. soc. nat. 4. Sér. p. 110.

entwickelung, nicht aber zur Oosporenbildung kommen, und zwar durch unbegrenzt zahlreiche gonidienbürtige Generationen. Das kann bei allen Species eintreten. Unter den genauer untersuchten befinden sich aber ferner zwei, Phytophthora infestans und Pythium intermedium, bei welchen, soweit sichere Beobachtung reicht, nur Gonidien, keine Oosporen vorkommen, letztere der Species verloren gegangen zu sein scheinen. (Vgl. S. 135).

Litteratur der Peronosporeen.

de Bary, Recherches sur le développement de quelques Champignons parasites. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. XX. Hier auch die ältere Litteratur, zumal Tulasne's Arbeiten citirt.

——, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze, II. — Dieselben Beitr. IV, Unters. über d. Peronosporeen u. Saprolegnieen etc.

——, Zur Kenntniss d. Peronosporeen. Botan. Zeitg. 1881. In den beiden letztgenannten Arbeiten fernere Litteraturangaben.

Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. I. (Pythium).

M. Cornu, Monographie des Saprolegniées. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. XV. (1872).

——, Comptes rendus Acad. d. Sciences. T. XCI et XCII. 1880, 1881.

——. Observations sur le Phylloxera et les parasitaires de la vigne. Etude sur les Peronosporées II. Le Peronospore des vignes. Paris 1882 (Acad.).

Schröter, Peronospora obducens. Hedwigia 1877, p. 129.

——, Protomyces graminicola. Hedwigia 1879, p. 83.

Farlow. On the American Grap-Vine Mildew. Bullet. of the Bussey Institution, 1876, p. 415.

A. Millardet, Le Mildiou. Paris, G. Masson, 1882. u. Journ. d'Agricult. pratique 1881, T. I. No. 6 u. 1882, T. II, No. 27.

A. Zalewski, Zur Kenntniss der Gattung Cystopus. Botan. Centralbl. 1883. Nr. 33.

Ancylisteen.

§ 38. Den Peronosporeen, speciell Pythien, steht eine kleine Gruppe kleiner, in Süsswasseralgen schmarotzender Pflänzchen nahe, welche unter dem Namen Ancylisteen zusammengefasst werden können. Gemeinsam ist denselben, dass zur Oosporenbildung der anfangs ungetheilt schlauchförmige Thallus durch Querwände in Zellen abgetheilt wird, von welchen die einen blasig anschwellen und zu Oogonien werden, die andern schmal bleiben und den Antheridien von Pythium entsprechen. Beiderlei Organe liegen entweder, monöcisch in demselben Thallus nebeneinander, etwa wie in Fig. 67; so bei Myzocytium globosum (Cornu); oder sie sind diöcisch vertheilt, die einen Individuen bilden nur Oogonien, die anderen nur Antheridien, welch' letztere dann mit jenen durch eine schlauchförmige Ausstülpung die sie treiben in Verbindung treten; so Zopfs Lagenidium Rabenhorstii, welches Spirogyra bewohnt und der in Closterien schmarotzende Ancylistes Pfitzer's. Der Oosporenbildung geht hier keine distincte Ei- und Periplasmasonderung voraus; vielmehr wird, den Beschreibungen zufolge, zuerst die trennende Membran zwischen Antheridium und Oogonium perforirt, dann tritt das ganze Protoplasma jenes in letzteres über, und jetzt erst zieht sich das vereinigte Protoplasma von der Wand zurück, um zur kugeligen, derbhäutigen Oospore heranzuwachsen. Die speciellere Structur der letzteren ist nach Species verschieden.

Ihre Keimung ist nicht beobachtet. Bei Ancylistes Closterii sind keine anderen als die beschriebenen Organe bekannt, die Propagation der Pflanze geschieht dadurch, dass ihre Thallusschläuche von einer befallenen Closteriumzelle zur andern wachsen und in sie eindringen. Die anderen genannten Formen bilden Zoosporen nach dem Modus von Pythium, und zwar aus Sporangien, welche den Oogonien ähnlich durch Quergliederung des Thallusschlauchs entstehen. Pringsheim's Pythium endophytum [1]) und Schenk's Achlyogeton [2]) stehen dieser, vollständigerer Untersuchung noch bedürftigen Gruppe jedenfalls nahe.

Litteratur d. Ancylisteen.

Cornu, Monogr. des Saprolegniées l. c. Bull. soc. bot. de France XVI (1869) p. 222. Sachs, Traité de Bot. Trad. par van Tieghem, p. 328. — Vgl. auch Schenk, Ueber contractile Zellen, Würzb. 1858, p. 9.

Zopf, Botan. Zeitg. 1879, p. 351.

Pfitzer, Monatsber. d. Berlin. Acad. 1872, p. 351.

Monoblepharis.

§ 39. An die Peronosporeen schliesst sich die bis jetzt von Cornu [3]) allein in drei Formen beobachtete wasserbewohnende Gattung Monoblepharis. Nach Cornu's kurzer und nicht ganz vollständiger Beschreibung sind diese Pflänzchen den Pythien im vegetativen Aufbau wie in der Lebensweise ähnlich. Sie bilden an ihrem Thallus Sporangien mit Schwärmsporen, welch' letztere nicht nach dem Modus von Pythium, sondern etwa von Phytophthora etc. entstehen und entleert werden und nur eine Cilie haben. Oogonien und

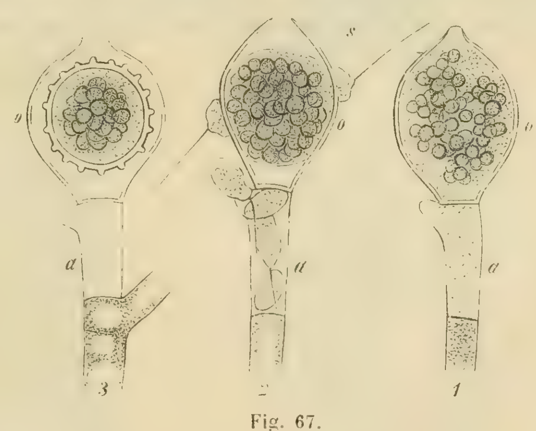


Fig. 67.

Antheridien entstehen terminal oder intercalar an den Thallusästen, in nach Species verschiedener, für M. sphaerica aus Fig. 67 ersichtlicher, mit der

Fig. 67. Monoblepharis sphaerica. Nach Cornu. Ende eines Oogonium (*o*) und Antheridium (*a*) tragenden Fadens. *1* vor der Bildung von Ei und Samenkörpern. *2* Ei geformt, Oogonium geöffnet, Samenkörper (*s*) aus dem Antheridium ausschlüpfend. *3* Reife Oospore, in dem vom leeren Antheridium getragenen Oogon. Vergr. 800.

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. I.
2) Bot. Zeitg. 1859, p. 398.
3) Ann. sc. nat. 5. Sér. XV. 1872.

mancher Pythien übereinstimmender Anordnung. In der weiteren Ausbildung treten die Differenzen von Pythium auf, dass erstens der ganze an Fettkugeln reiche Protoplasmakörper des Oogons, ohne Aussonderung von Periplasma, unter Volumenverminderung zum Ei wird und dass mit Ausbildung dieses die Oogonwand am Scheitel sich öffnet. Zweitens werden in dem Antheridium durch Theilung des Protoplasma einige Schwärmzellen (Samenkörper, Spermatozoide) gebildet, dieselben treten durch eine Oeffnung der Wand ins Freie, bewegen sich gleitend über die Oogoniumwand und eine dringt durch die Oeffnung zu dem Ei vor, um mit diesem in Eines zusammenzufliessen. Das hiermit befruchtete Ei umgibt sich mit einer — später stark verdickten und warzig uneben werdenden — Membran und wird zur ruhenden Oospore, deren weiteres Entwickelungsschicksal nicht bekannt, von dem der Peronosporeen schwerlich verschieden ist.

Saprolegnieen.

§ 40. Diese im Wasser auf todten organischen Körpern lebenden Gewächse sind den Peronosporeen im Entwickelungsgange und zum Theil auch im Habitus durchaus ähnlich; die meisten stattliche Formen, mit 1—2 Cm. langen, vom Substrat abstehenden schlauchförmigen Hyphen und in jenem verbreiteten dünnen Rhizoiden (Fig. 68). Der Haupt-Unterschied von den Peronosporeen besteht in der Eientwickelung und darin, dass bei den genauer untersuchten Arten Antheridien zwar vorhanden sind aber keine befruchtenden Functionen ausüben, oder aber ganz fehlen. In dem an Zweigen der abstehenden Schläuche wie bei Peronosporeen entstandenen Oogonium nämlich formt sich das g a n z e, fettreiche Protoplasma, ohne Periplasma auszusondern, zu einem Ei oder theilt sich in mehrere, zu ebensovielen runden Eiern werdende Portionen. Diese Zahlenverhältnisse wechseln theils nach Species, theils nach Individuen. Die meisten Arten haben typisch mehrere, manche bis 30, 40 und mehr Eier im Oogonium, schwache Exemplare derselben aber oft nur 2—4. Die Eier reifen heran zu Oosporen, welche bei den meisten Arten den gleichen



Fig. 68.

Fig. 68. *Achlya prolifera.* 24 Stunden altes, etwa 1,5 mm hohes Keimpflänzchen auf der durch die Linie *a* angedeuteten Oberfläche einer Mückenlarve wachsend, r_1 Andeutung der in den Larvenkörper eingedrungenen primären Rhizoidzweige; *r* secundäre Rhizoidzweige welche von den — später fruchttragenden — aufrechten Aesten gegen das Substrat hin wachsen.

Bau haben wie jene der Peronosporeen, speciell der Pythien (Vgl. Fig. 69 *c*). Einige Species verhalten sich in dieser Beziehung von den übrigen abweichend.

Vielen Saprolegnieen kommen gleich den Peronosporeen Antheridien zu; selten (Saprolegnia hypogyna Pringsh.) in Form einer das Oogonium tragenden Stielzelle wie bei Monoblepharis (Fig. 67); meist in Form schief keulen- oder walzenförmiger Endzellen dünner Aeste, welche zu 1 bis mehreren an das Oogonium hinwachsen und sich ihm fest anschmiegen. Je nach Species entspringen diese antheridientragenden »Nebenäste« entweder von demselben Thalluszweige wie das von ihnen versorgte Oogonium, und dann meist nahe bei ihm (androgyne Formen; Fig. 69 *AB*); oder von besonderen, keine Oogonien tragenden Aesten des Thallus (dicline Formen); relativ selten kommen zwischen diesen beiden Extremen intermediäre Erscheinungen vor. — Die Anlegung der Nebenäste und die Abgrenzung der Antheridien erfolgt vor der Formung der Eier. Ist diese geschehen, so treiben die Antheridien meistens 1 oder 2—3 zarte schlauchförmige Ausstülpungen, welche gleich den Befruchtungsschläuchen von Pythium in das Oogonium und gegen das nächste Ei hinwachsen, dasselbe auch mit ihrem Scheitel fest berühren, ohne jedoch sich zu öffnen und irgend etwas von Protoplasmaaustritt erkennen zu lassen (Fig. 69 *B*). Vielmehr wachsen die Schläuche meist nach der ersten Berührung mit einem Ei

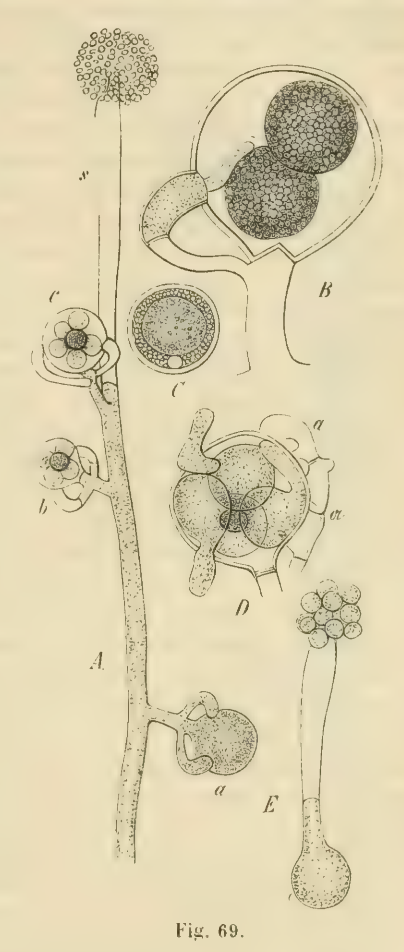


Fig. 69. *A*—*C* Achlya racemosa Hildebr. *A*, Ende eines Fruchtzweiges, oben bei *s* ein entleertes Sporangium, auf welchem ein Gonidienköpfchen sitzt, dessen Sporen grösstentheils schon ausgeschwärmt sind. Darunter, auf kurzen Seitenzweigen 3 Oogonien nebst Antheridienästchen; *a* noch vor Abgrenzung von Oogon und Antheridien; *b* und *c* in demselben Stadium wie *B*, beide Oogonien mit 2 Antheridien, *b* mit 6, *c* mit 7 Eiern. *B* Oogonium mit 2 Eiern und einem anliegenden Antheridium, welches den Befruchtungsschlauch auf die Oberfläche des nächsten Eies getrieben hat. *C* reife Oospore. *A* 145mal, *B*, *C* 375mal vergr. *D*—*E* Achlya polyandra. (Vergr. 225). *D* Oogonium, mit 3 (etwa 5 Wochen nach ihrer Reifung) keimenden Oosporen. Die kurzen Keimschläuche zweier aus dem Oogon vorgetreten, der 3. in diesem bogig verlaufend. Das Oogon enthielt ausserdem noch 2 ungekeimte Oosporen, von denen eine in der Fig. angegeben ist. *E* keimende Oospore welche ein kleines Sporangium mit Sporenköpfchen gebildet hat.

weiter in die Länge, an der Oberfläche dieses her und oft über dasselbe hinaus: bei Anwesenheit mehrerer Eier oft von einem zum andern, auch Verzweigungen treibend, welche je zu verschiedenen Eiern hin, über diese hinaus, manchmal selbst die Oogonwand durchbohrend wieder ins Freie wachsen, immer geschlossen bleibend und nach 1—2 Tagen, während der Reifung der Eier, zu Grunde gehend. Nur die kurzen Schläuche von Aphanomyces scaber zeigten mir niemals dieses ausgiebige Wachsthum; sie setzen sich mit ihrem Scheitel dem (hier solitären) Ei fest auf und bleiben so unverändert bis zu der nach 2—3 Tagen erfolgenden Reifung der Oosporen. Nach diesen Erscheinungen müssen zwar die Antheridien und Befruchtungsschläuche der Saprolegnieen als jenen von Pythium homolog betrachtet und können mit demselben Namen bezeichnet werden; aber es liegt kein Grund vor, sie für wirklich befruchtende Organe zu halten. Dies um so weniger, als ihre Bildung zwar bei manchen Arten, z. B. Achlya polyandra, Saprolegnia monoica, immer in der beschriebenen Form verläuft; als es aber andere Arten gibt, bei welchen neben den beschriebenen Erscheinungen, an denselben Stöcken, Antheridien ohne Befruchtungsschlauch, oder gänzlich antheridienfreie Oogonien (z. B. Aphanomyces scaber, Saprol. hypogyna) häufig sind, und endlich manche, den erstgenannten sonst äusserst ähnliche Arten oder Racen Antheridien überhaupt nie, oder höchstens als überaus seltene Ausnahmen entwickeln. Die Ei- und Oosporenbildung aber verläuft in allen diesen Fällen bis in die kleinsten Einzelheiten gleich.

Die reifen Oosporen keimen, je nach Species in der Regel nach mehrtägiger bis mehrmonatlicher Ruhezeit und zwar in denselben Formen wie bei den Peronosporeen (vgl. Fig. 69, *D*, *E*). Bei den meisten untersuchten Species können sämmtliche für jene beschriebenen Keimungsformen auftreten, je nach den äusseren, zumal Ernährungsbedingungen; bei manchen ist allerdings thatsächlich nur eine oder die andere Form der Keimung beobachtet. Bei einer (neuen) Species, Aplanes Braunii, beschränkt sich, soweit meine Untersuchungen reichen, thatsächlich gewöhnlich der ganze Entwickelungsgang auf die Bildung eines Thallus direct aus dem aus der Oospore erwachsenen Keimschlauch und die Entwickelung von Oogonien, Oosporen und Antheridien an jenem. Gonidienbildung bleibt bei dieser Form meistens ganz aus.

Bei allen übrigen Species producirt der oosporenbildende erwachsene Thallus auch Gonidien: bei Achlya spinosa relativ spärlich und inconstant, bei den übrigen Arten meist in reichlicher Menge, so zwar, dass zuerst die Gonidien, und erst in späterer Entwickelungszeit Oogonien auftreten, letztere dann theils an denselben Hauptästen des Thallus wie jene, theils auf besonderen Aesten. Auch hier kann, augenscheinlich in Folge äusserer Ursachen, die Bildung der Gonidien vor jener der Oosporen gewaltig vorherrschen und durch sie allein ausgiebigste Propagation der Species bewirkt werden. Arten, bei welchen die Oosporen gänzlich fehlen, sind jedoch unter den Saprolegnieen nicht bekannt. Die Gonidien sind, mit Ausnahme des genannten Aplanes bei allen Saprolegnieen typisch Schwärmsporen und werden theils in der keimenden Oospore, theils in meist stattlichen von den Thallusästen getragenen Sporangien gebildet. Ausser den schwärmenden kommen

bei den sie zeigenden Arten hie und da Dauergonidien als zufällige exceptionelle Erscheinung vor. Auch hier werden, wie bei den Peronosporeen, die Genera vorzugsweise nach den Sporangien und der Bildung der Schwärmzellen aus ihnen unterschieden.

Die Genera Saprolegnia, Achlya, Dictyuchus haben bei kräftiger Entwickelung keulenförmige Sporangien, deren Protoplasma in zahlreiche, vielreihig geordnete Sporen getheilt wird (Fig. 70, *A*). Sehr schwache Exemplare bilden nur eine Reihe von Sporen und für die schmal cylindrischen langen Sporangien von Aphanomyces ist das fast ausnahmslose Regel. Vgl. § 18 *a*, p. 79.



Fig. 70.

Saprolegnia ist ausgezeichnet durch die beweglich entleerten, der Regel nach diplantischen Sporen und das Durchwachsenwerden der leeren Sporangien. Achlya und Aphanomyces durch die S. 116 beschriebene Gruppirung der entleerten Sporen zu hohlkugeligen Köpfchen, aus welchen sie später ausschwärmen (Fig. 69 *A*, 70 *B*). Bei Achlya-Arten, nach Sorokin[1]) auch bei Aphanomyces kommt neben der Köpfchenbildung als Ausnahmefall vor, dass sich die Sporen in der Stellung in welcher sie entstanden sind, innerhalb des Sporangiums mit Cellulosemembranen umgeben und diese und die seitliche Sporangienwand nachher durchbrechen und ausschwärmen. Eine Anzahl sonst mit Achlya übereinstimmender Arten zeigen das letztere Verhalten ausschliesslich, keine Köpfchenbildung; sie werden unter dem Gattungsnamen Dictyuchus zusammengefasst. Ueber die histiologischen Details s. § 18. Die bei der Keimung der Oosporen vorkommende Schwärmsporenbildung verhält sich jedesmal dem angegebenen Gattungscharacter conform, ist übrigens für Dictyuchus noch nicht beobachtet.

Aplanes nov. gen., wahrscheinlich identisch mit Reinsch's Achlya Braunii, bildet an dem ausgebildeten Thallus nur sehr selten Gonidien; häufiger bei der Keimung der Oosporen. Sie entstehen wie bei den übrigen Genera; bei der Keimung der Oosporen theils direct in dem Oosporenraum, theils in einfacher Reihe in Sporangien an vergänglichen Zwergpflänzchen. Sie treiben am Orte ihrer Entstehung sofort kurze Keimschläuche, ohne dass ich je eine Andeutung des Schwärmens hätte finden können.

Dauergonidien. In alten Rasen, zumal von Saprolegnia, zerfallen die dicken Thallusschläuche nicht selten der Quere nach in cylindrische oder tonnenförmig bis

Fig. 70. Achlya spec. Sporangien. *A* nach vollendeter Abgrenzung der Sporen (Gonidien), aber noch geschlossen. *B* nach Entleerung der Gonidien aus dem Sporangium. Einige sind in diesem stecken geblieben. Die meisten sind vor seiner Mündung zur Hohlkugel gruppirt (*a*), haben sich mit einer Membran umgeben, und beginnen bei *c* auszuschwärmen, die Membranen (*b*) leer zurücklassend. Vergr. etwa 300.

1) Ann. sc. nat. 6. Sér. T. II (1876) p. 46.

kugelig anschwellende, manchmal derbwandige, protoplasmareiche Zellen. Bei manchen Formen, ich sah es besondes bei Achlya prolifera, werden solche Zellen manchmal sehr gross, kugelig, ungemein protoplasmareich, und auf Schlauchenden succedan reihenweise abgegliedert[1]. Alle diese Zellen können unter geeigneten Bedingungen — in reinem sauerstoffhaltigem Wasser und bei passender Ernährung — wiederum entweder direct zu neuen Thallusschläuchen heranwachsen oder zu Schwärmsporangien (Dauersporangien Pringsheim) werden. Sie sind, soweit bekannt, für keine Species characteristische Erscheinungen, sondern nur häufig in Folge äusserer Ursachen auftretende Ruhezustände.

Der von dem gewöhnlichen Typus abweichende Bau mancher Oosporen ist in meinen Beitr. IV, p. 69 ausführlich beschrieben. Er kommt einer Minderzahl von Achlya-Arten (A. polyandra, prolifera), Dictyuchus clavatus und einer unbeschriebenen Saprolegnia zu, und ist für keines der genannten Genera allgemein characteristisch.

Unvollständig bekannte, wohl zu den Saprolegnieen gehörigen Formen sind Leptomitus lacteus und L. brachynema mit absatzweise eingeschnürten Thallusschläuchen und Saprolegnia-ähnlicher Schwärmerbildung; und Cornu's Gattung Rhipidium, für welche nach des Verf. kurzer vorläufiger Beschreibung ungewiss bleibt, ob sie hier oder bei den Peronosporeen neben Pythium zu stehen hat.

Controversen. In jüngster Zeit hat Pringsheim Ansichten veröffentlicht, nach welchen, wenn sie zuträfen, die vorstehende Darstellung insoweit, aber auch nur insoweit zu modificiren wäre, als eine Befruchtung der Eier durch die von den Antheridien getriebenen Schläuche doch stattfinden könnte.

Und zwar vindicirt Pringsheim die befruchtende Leistung kleinen, amöboid beweglichen Protoplasmaportionen, welche aus dem Befruchtungsschlauch, durch seine geschlossen bleibende Membran dringend, in das Ei übertreten sollen. Gesehen hat Pringsheim dies keineswegs. Er vermuthet es nur, auf Grund einiger Färbungspräparate, welche eine offene Communication zwischen dem Protoplasma des Eies und des Antheridiums möglicher Weise zu zeigen schienen, und einer eigenthümlichen (in den Originalarbeiten nachzulesenden) Erscheinung an den Antheridien von Achlya racemosa, welche Erscheinung mit dem eventuellen Befruchtungsprocess jedenfalls nichts zu thun hat. Seine Beobachtungen beziehen sich ferner auf andere Species als die der obigen Darstellung zu Grunde liegenden. Sollte nun bei jenen die offene Communication zwischen Antheridium und Eiprotoplasma wirklich bestehen, was wie gesagt durchaus zweifelhaft bleibt, so wäre für sie eine Befruchtung zuzugeben, und zwar nach dem oben für Pythium und Phytophthora beschriebenen Modus. Alles übrige bleibt hierdurch unberührt; insonderheit auch die Geschlechtslosigkeit der Arten, Formen und Individuen, welche der schlauchtreibenden Antheridien ermangeln.

Für die Details dieser Streitfragen sei auf die am Schlusse der nachstehenden Litteraturübersicht angeführten seit 1882 erschienenen Schriften verwiesen.

Litteratur der Saprolegnieen.

N. Pringsheim, Entwickelungsgeschichte der Achlya prolifera. N. Acta Acad. Leopoldin. Carolin. Vol. 23, pars I, p. 397—400.

A. de Bary, Beitrag z. Kenntniss d. Achlya prolifera. Bot. Zeitg. 1852 p. 473. (In diesen beiden Arbeiten auch Aufzählung der umfangreichen ältern Litteratur).

Pringsheim, Beitr. z. Morphol. u. Systematik d. Algen. II. Die Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Bot. I, 284. (1857).

——, Nachträge z. Morphol. d. Saprolegnieen. Ibid. II, 205 (1860).

——, Weitere Nachträge etc. Ibid. IX (1874) p. 191.

de Bary, Einige neue Saprolegnieen. Ibid. II, p. 169.

——, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze. IV. (1881).

Hildebrand, Mycolog. Beiträge, I, Jahrb. f. wiss. Bot. VI (1867) p. 249.

Leitgeb, Neue Saprolegnieen. Ibid. VII (1869), 357.

K. Lindstedt, Synopsis d. Saprolegniaceen. Diss. Berlin 1872.

1) Vgl. Walz, Botan. Zeitg. 1870, Taf. IX, Fig. 20.

M. Cornu, Monographie der Saprolegniées. Ann. sc. nat. 1872, l. c. (vgl. S. 150).
P. Reinsch, Beob. über einige neue Saprol. Jahrb. f. wiss. Bot. XI (1878) p. 283.
M. Büsgen, Entwickelung d. Phycomycetensporangien, l. c. vgl. oben, S. 127.

N. Pringsheim, Neue Beobachtungen über d. Befruchtungsact v. Achlya u. Saprolegnia. Sitzungsber. d. Berlin. Acad. 8. Juni 1882.
——, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIV, Heft 1.
de Bary, Botan. Zeitung 1883, Nr. 3. Vgl. auch Zopf und Pringsheim, im Botan. Centralblatt, 1882, Nr. 49, 1883 Nr. 25 u. 31. Einige kleinere Arbeiten sind oben unter d. Text notirt und in meinem cit. Aufsatz von 1881.

Mucorini.

§ 41. Die Mucorinen oder Zygomyceten stimmen mit Peronosporeen und Saprolegnieen sowohl in ihrem Aufbau als in dem Entwickelungsgang in hohem Grade überein, bis auf den wesentlichen Unterschied, dass sie statt der für jene beschriebenen Oosporen Zygosporen bilden, welche typisch durch Verschmelzung, Copulation zweier, getrennt entstandener, nahezu oder völlig gleicher Zellen (Gameten, Copulationszellen) entstehen. Bei keiner bekannten Species der Gruppe ist die Zygosporenbildung die alleinige Form der Reproduction. Alle bilden vielmehr auch Gonidien, manche in Folge der complicirteren Lebensbedingungen und Anpassungen in verschiedenartiger Gestaltung, und immer in viel reichlicherer Quantität als die Zygosporen. Auch bei solchen Arten wo letztere relativ häufig sind herrschen die Gonidien meist derart vor, dass sie die Species durch viele successive Generationen allein fortpflanzen, die Zygosporen kommen im ganzen selten zur Ausbildung. Für manche Arten gehören sie zu den grössten Seltenheiten; für eine ganze Anzahl anderer, deren nahe Verwandtschaft mit zygosporenbildenden im übrigen ausser Zweifel steht, sind sie überhaupt noch nicht gefunden worden, und da manche dieser Arten häufig und viel untersucht sind, kann für sie vielleicht vermuthet werden, dass ihnen die Zygosporenbildung derzeit überhaupt abgeht, dass sie nur Gonidien produciren.

Die hierher gehörigen Gewächse sind, mit Ausnahme des zweifelhaften unten noch zu besprechenden Zygochytrium, Landbewohner, die meisten wachsen auf todten organischen Körpern (zumal Thierexcrementen), einige sind Parasiten anderer Mucorinen.

Aus einer Spore entwickelt sich ein Mycelium, welches die Form eines reich verzweigten einzelligen Schlauches erhält, wie zumal bei Objectträgerculturen in Flüssigkeitstropfen oder Gelatine ersichtlich ist (Fig. 71, *B*), und welcher erst später, mit dem Eintritt der Gonidienträgerbildung, Querwände erhalten kann und meistens erhält. Von dem im Substrat verbreiteten Mycel beginnen nach einem bis einigen Tagen die typischen Gonidienträger (Fig. 71, *g*) sich zu erheben, als im Ganzen aufrechte, ebenfalls zunächst querwandlose Aeste; bei manchen Formen, wie Mortierella, Syncephalis, fast mikroskopisch klein, bei den meisten stattlich, 1 bis mehrere Centimeter lang, bei Phycomyces 10 bis 30 Cm. hoch werdend. Aeltere oder schlecht ernährte Mycelien können später noch andere, accessorische Gonidienformen erzeugen. Unter gün-

stigen Bedingungen aber erreicht, bei vollständig bekannten Arten, das Mycelium mit der Bildung von Zygosporen seinen Entwicklungsabschluss. Die reife Zygospore endlich treibt, nach mehrmonatlichem Ruhestand, einen oder einige starke Keimschläuche, welche sich sofort, ohne Mycelbildung, zu den für die Species characteristischen typischen Gonidienträgern entwickeln (Fig. 71, *C*). Aus den Gonidien jeglicher Art erwächst unter geeigneten Bedingungen immer ein die vorhin beschriebenen Eigenschaften und Entwicklungserscheinungen zeigendes Mycelium. Es besteht also in dem Entwicklungsgang der regelmässige Generationswechsel, dass aus der keimenden Zygospore normaler Weise direct typische Gonidienträger entstehen, deren Producte bei der Keimung wiederum Gonidien und schliesslich eventuell Zygosporen bildendes Mycelium erzeugen. Dieser Gang kann allerdings in sofern gestört werden, als der aus den Zygosporen erwachsende Keimschlauch, wenn er an der directen Gonidienbildung gehindert, aber gut ernährt — z. B. in Nährlösung künstlich untergetaucht — wird, zu einem erst später fructificirenden Mycel heranzuwachsen vermag; eine Thatsache, welche an der Beurtheilung des normalen Verhaltens nichts ändert. Andere Erscheinungen regelmässigen Generationswechsels kommen nicht vor. Bei der am häufigsten

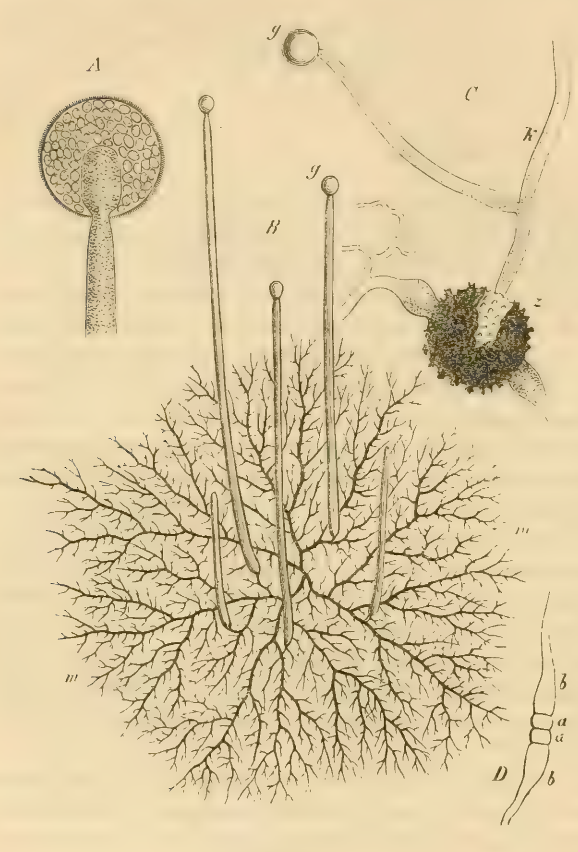


Fig. 71.

Fig. 71. *B.* Phycomyces nitens, schwach vergr. Drei Tage alte, aus einer Gonidie in Gelatine mit Zwetschendecoct erzogene Keimpflanze. Mycelium horizontal ausgebreitet, *g* Gonidienträger. *A*, *C*, *D* Mucor Mucedo, nach Brefeld, stärker vergr. *A* Sporangium, im optischen Längsschnitt. *C* keimende Zygospore, *z*, getragen von den Suspensoren. *k* Keimschlauch, *g* Sporangium. *D* Copulation: *a* Gameten, *b* Suspensoren. Aus Sachs' Lehrbuch.

Zygosporen bildenden Art, der auf fleischigen Hymenomyceten wachsenden Sporodinia grandis, sah ich zwar früher das aus Gonidien erwachsene Mycelium zuerst Zygosporen, dann Gonidienträger bilden; doch kommt wohl ebenso oft auch die umgekehrte Reihenfolge vor, die Zygosporen bleiben wohl auch ganz aus. Besonders aber kann hier das aus Zygosporen erwachsene Mycelium auch mit Ueberspringung der Gonidienbildung direct wiederum Zygosporen produciren [1].

Bei allen übrigen bekannten Arten geht der Zygosporenbildung an demselben Mycelium immer reichliche Gonidienentwickelung voraus und die meisten Exemplare bringen es überhaupt nicht weiter als bis zu letzterer. Es konnte daher die Frage gestellt werden, ob vielleicht hier auf eine grössere Zahl successiver, nur Gonidien bildender Generationen mit einiger Regelmässigkeit eine zygosporenbildende folge; die Culturversuche haben aber nur negative Antworten ergeben [2].

§ 42. Die Zygosporenbildung ist erst für eine Minderzahl von Arten bekannt, jedoch gehören diese fast allen Haupt-Genera der Gruppe an. Sie beginnt für jede Zygospore mit dem Auftreten eines Paares von Archicarpien (§ 33), und zwar entstehen diese bei Sporodinia an besonderen, den Gonidienträgern ähnlichen, aufrechten, gabelig verästelten Fruchthyphen, in den übrigen bekannten Fällen vereinzelt an Gonidienträgern (Chaetocladium, Absidia) oder direct als Zweige des in oder auf dem Substrat verbreiteten Myceliums; auch bei Sporodinia kann letzteres vorkommen, wenn die Zeichnung der vor den Tafeln stehenden Vignette in Tulasne's Carpologie richtig ist. Die beiden Archicarpien jedes Paares entspringen entweder an morphologisch dicht beiander liegenden Orten ihrer Träger, z. B. bei Phycomyces [3], auch Sporodinia [4], oder an nur räumlich benachbarten Orten, Berührungsstellen von Zweigen morphologisch entfernten Ursprungs, z. B. Piptocephalis [5], Mucor stolonifer [6]. Beide Verhältnisse entsprechen den für den Ursprung der Antheridien und Oogonien der Peronosporeen und Saprolegnieen beschriebenen; sie scheinen wie dort theils nach Species theils individuell zu wechseln. Die Archicarpien eines Paares (Fig. 72, *a*, *b*) entstehen als kleine Zweige ihres Trägers, sind diesem anfangs gleich breit, und treten bei manchen Arten, schon wenn ihre Länge die Breite noch nicht übertrifft, bei anderen angeblich erst später mit ebenen Endflächen in feste Verbindung. In dieser verbleibend wachsen sie, während von den Trägern aus fortwährend dichtes, fettreiches Protoplasma in sie einwandert, zu gegen die Verbindungsfläche verbreitert keulenförmigen, je nach Species geraden oder krummen Körpern heran; das Paar erhält dementsprechende Spindelform. Hat es eine bestimmte, bei manchen Arten sehr erhebliche, bis gegen 1 mm steigende Grösse erreicht, so geht die Weiterentwickelung, je nach Species, zweierlei Wege.

---

1) Vgl. Brefeld, Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freunde z. Berlin. 15. Juli 1875.
2) Vgl. Brefeld, Schimmelpilze IV.
3) Van Tieghem, 1, Taf. 20, Fig. 4.
4) de Bary, Beitr. I.
5) Brefeld, Schimmelpilze, I, p. 48.
6) de Bary, Beitr. II.

Bei den Mucoreen (Fig. 72) und Chaetocladieen wird jedes Archicarp durch eine Querwand getheilt in eine mit dem andern des Paares in Verbindung bleibende etwa cylindrische Endzelle, Copulationszelle, Gamete, und ein grösseres, diese begrenzendes, keulig oder conisch bleibendes Stück, den Träger, Suspensor (*c*). Beide Gameten sind zunächst durch ihre ursprünglichen Membranen als durch eine ziemlich derbe Scheidewand von einander getrennt. Diese wird aber bald, von der Mitte beginnend, aufgelöst,

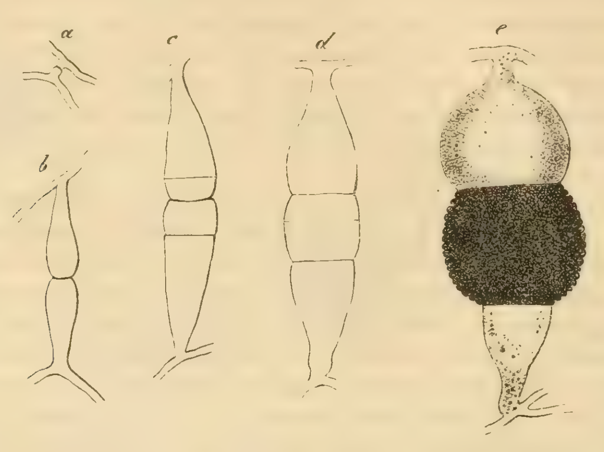


Fig. 72.

zwischen den Protoplasmakörpern beider kommt hierdurch Copulation, Verschmelzung zu einer Zygospore zu Stande (*d*). Diese nimmt, auf Kosten des Protoplasmas der Suspensoren, nach der Copulation noch an Volumen zu, schwillt zur Form einer Tonne oder mit abgeplatteten Flächen den Suspensoren angesetzten Kugel an und erhält die nachher zu beschreibende characteristische Structur (Fig. 72, *e*, 71 *c*). Während dieser Vorgänge verhalten sich die beiden Gameten eines Paares bei manchen Species, z. B. Sporodinia, ganz gleich bis auf unbeständige individuelle Formschwankungen. Bei anderen Arten treten mit der Abgrenzung der Gameten ziemlich constante Ungleichheiten ein. Bei Mucor stolonifer (Fig. 72), wo die Sache genauer untersucht ist, ist fast immer die eine Gamete nur halb so hoch als die andere; und nach der Copulation wächst der zu der kleinern gehörige Suspensor zu einem grossen, gestielt-kugeligen manchmal noch durch eine Querwand getheilten Blase heran, während der andere die ursprüngliche Grösse und Kegelform beibehält.

Bei der Piptocephalideen-Gruppe sind die Archicarpien gekrümmt und so gestellt, dass das Paar etwa die Form eines Ω oder eines verkehrten

Fig. 72. Rhizopus nigricans Ehr. (Mucor stolonifer, Ehr. Silv. myc.) Bildung der Zygospore. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *e* fast reife Zygospore, 90fach vergr. Die anderen Figuren nach grösseren Zeichnungen ungefähr auf den Maassstab von *e* verkleinert.

Ω hat. Die Verbindungsfläche liegt im Scheitel des Bogens (Fig. 73, 74 *Z*). Bei Syncephalis nodosa sind sie schraubig umeinander gedreht. Bis nach vollendeter Copulation der hier schlanken Gameten findet die Entwickelung im übrigen wesentlich in derselben Weise statt wie in den ersten Fällen, dann aber schwillt das Copulationsproduct an der Verschmelzungsstelle an zu einer runden Blase, welche vorzugsweise an der convexen Seite des Ω Bogens hervortritt. In dem Maasse als sie wächst wandert Protoplasma in sie ein. Ist ihre definitive Grösse erreicht, so grenzt sie sich gegen jeden der Schenkel des Bogens durch eine Scheidewand zur annähernd kugeligen Zygospore ab. Letzteren Namen mag sie wenigstens der Anschaulichkeit und Einfachheit halber führen. Es ist einleuchtend, dass sie der Zygospore des ersten Falles nicht streng morphologisch gleichwerthig, sondern dass sie vielmehr eine Tochterzelle der Zygospore ist, wenn man mit diesem Ausdrucke die direct aus der Copulation des Gametenpaares hervorgehende Zelle bezeichnet. Acceptirt man die vorgeschlagene Anschaulichkeitsterminologie, so ist also hier die kugelige Zygospore dem Scheitel des von dem Suspensorenpaar gebildeten Bogens eingesetzt und jeder Suspensor durch eine Querwand getheilt.

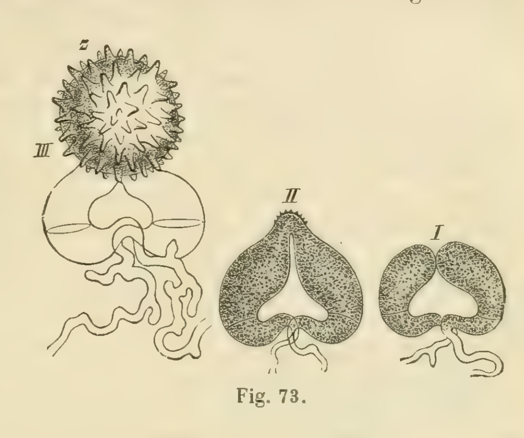


Fig. 73.

Bei der Reifung verhalten sich die Zygosporen in beiden Fällen der Hauptsache nach, und natürlich abgesehen von specifischen Differenzen, gleich. In dem dicht und dunkel körnig bleibenden Protoplasmakörper, sammelt sich das Fett meist zu einem, seltener mehreren grossen runden Tropfen. Im übrigen ist eine genaue Einsicht in die feineren Structurverhältnisse der Undurchsichtigkeit halber kaum möglich. Die Wand erhält — bei Piptocephalis schon vor der Abgrenzung der Zygospore — an der freien Aussenfläche meist warzenförmige oder conische Vorsprünge, nur die Ansatzflächen an die Suspensoren bleiben glatt, und sondert sich in ein derbes, braun bis schwarz gefärbtes Epispor und ein dickes geschichtetes Endosporium (Fig. 72 *e*, 71 *C*, 73 III, 74 *Z*). Letzteres hat entweder (z. B. Chaetocladium) ganz glatte Aussenfläche, die Vorsprünge gehören allein dem Epispor an; oder es ist mit derben, soliden Vorsprüngen versehen, welche in die entsprechend ausgehöhlten des Epispors eingepasst sind (Mucor spec., Sporodinia). Nur Mortierella macht von dem beschriebenen Verhalten eine Ausnahme, insofern das Epispor nicht warzig, und wegen seiner festen Verklebung mit der umgebenden Hülle wenig entwickelt ist.

Fig. 73. Piptocephalis Freseniana. Copulation und Zygosporenbildung. Entwickelungsfolge nach den Ziffern. *z* reife Zygospore auf den Suspensoren. Vergr. 630. Nach Brefeld, aus Göbel, Grundzüge.

So beschaffen sitzt bei vielen (den meisten der vorstehend genannten und den in Fig. 71—74 dargestellten) Arten die reife Zygospore zwischen den schliesslich welkenden Supensoren nackt, ohne weitere Hülle. Bei anderen Arten tritt zu den beschriebenen Theilen eine Umhüllung der Zygospore hinzu. In den einfacheren Fällen kommt dieselbe dadurch zu Stande, dass nach der Copulation, nahe den Ansatzflächen der reifenden Zygospore, aus jedem Suspensor ein einfacher oder mehrfacher Kranz von kurzen Zweigen hervorsprosst, welche derbe dunkel gefärbte Wände erhalten und, ihr Wachsthum mit der Reifung der Zygospore vollendend, diese locker einhüllen. Bei Phycomyces[1]) sind diese Hüllzweige in allseits abstehende Gabeläste getheilt; bei Absidia[2]) haben sie keine oder kurze zahnartige seitliche Astchen, sind wie Krummstäbe gebogen und von beiden Suspensoren aus über die Zygospore gelegt. Complicirter ist die Hüllbildung bei Mortierella, indem hier die reife Zygospore von einem dichten vielschichtigen Hyphengeflechte fest umkapselt wird. Die Entwickelung der Hüllkapsel ist, den vorhandenen Angaben zufolge, nach Species verschieden. Bei M. nigrescens[3]) sprossen die Hyphen des Geflechts nach der Copulation zuerst aus den Suspensoren, nachher auch aus den Tragfäden dieser hervor, um mit ihren reichen Verzweigungen die reifende Zygospore zu umwachsen; bei M. Rostafinskii[4]) entspringen sie nicht von den Suspensoren, sondern nur von der Ursprungsstelle dieser benachbarten Mycelfäden und haben das copulirende Paar schon vor der Copulation mit ihren Zweigen umhüllt.

Azygosporen. Es kommt bei Mucoreen nicht selten vor, dass sonst normal ausgebildete Zygosporen an der Verschmelzungsstelle dauernd eine Einschnürung behalten, die Verschmelzung also dem äusseren Anscheine nach minder vollständig ist als in dem gewöhnlichen Falle. Es kann nun aber auch eintreten, dass die normal entstandenen Gameten eines Paares gar nicht verschmelzen, nicht einmal in Berührung mit einander treten, dass selbst Gameten einzeln, nicht paarweise entstehen (Absidia, Muc. tenuis), aber nichtsdestoweniger den normalen Bau und normale Keimfähigkeit von Zygosporen erhalten. So entstandene zygosporenähnliche Sporen sind Azygosporen genannt worden. Ihre Bildung kommt nicht allen Species zu; sie ist z. B. nie beobachtet worden bei ausgedehnter Untersuchung von Mucor stolonifer, Chaetocladium; gefunden wurde sie bei Absidia septata, capillata[5]), Mucor fusiger[6]) und besonders, als gar nicht seltener Ausnahmefall bei Sporodinia. Ihre Bildung erfolgt bei diesen Species neben der Zygosporenbildung. Nur Azygosporen bildet nach Bainier Mucor tenuis; und vielleicht ist Fries' Azygites[7]), über welchen noch genauere Untersuchungen abzuwarten sind, auch eine diese Erscheinung zeigende Mucorine.

---

1) Van Tieghem, I, pl. 20.
2) Id. III, pl. 11.
3) Van Tieghem III.
4) Brefeld, Schimmelpilze IV, Taf. V.
5) Van Tieghem III.
6) Id. II, p. 73.
7) Vgl. Tulasne, Sel. Fung. Carpol. I, p. 64.

Zygosporen resp. Azygosporen sind bis jetzt beschrieben für: Sporodinia grandis, Mucor Mucedo, racemosus, tenuis (Bainier), fusiger, stolonifer; Pilobolus (Pilaira) anomalus (Brefeld, van Tieghem); Phycomyces nitens, microsporus (v. Tieghem), Absidia capillata, septata (v. T.), Mortierella, 2 Species (s. oben), Choanephora (1 Spec.); Chaetocladium Jonesii u. Fresenii (Brefeld), Piptocephalis Freseniana (Br.), Syncephalis Cornu (v. T.), nodosa, curvata (Bainier), im Ganzen 19 Species, eine gegenüber der grossen Gesammtzahl der Arten sehr niedere Ziffer.

Bei vielen Arten mögen sie, weil selten und im Substrat verborgen, übersehen und noch zu finden sein. Bei anderen, wie Pilobolus crystallinus, oedipus, Thamnidium elegans sind sie so oft vergebens gesucht worden, dass die Annahme ihres Nievorkommens zulässig ist.

Mucorinenformen mit Zygosporen ohne andere Reproductionsorgane wurden seit Ehrenberg[1]) mit dem Gattungsnamen Syzygites benannt. Hildebrand[2]) hat 2 solche Formen beschrieben, deren eine zu Chaetocladium gehören dürfte, die andere (S. ampelinus) von zweifelhafter Zugehörigkeit ist.

§ 43. Typische Gonidienträger. Aus der normal keimenden Zygospore werden, wie oben angedeutet, zuerst Gonidienträger entwickelt in Form für jede Species characteristischer Hyphen (Fruchthyphen). Diesen gleiche bildet dann jedes kräftig entwickelte Mycelium der Species mindestens als die Erstlinge, oft als die einzigen der ihm zukommenden Reproductionsorgane, wenn man von der kaum nennenswerthen Abweichung der Entwickelungsfolge bei Sporodinia absieht, von welcher oben die Rede war. Die vollständig, d. h. mit Zygosporen bekannten Arten haben hienach bestimmt gestaltete Gonidenträger, welche sich in mehr als einer Beziehung sowohl als constante und nothwendige wie auch einander streng homologe Glieder der normalen Entwickelung erweisen; und diese sind hier als die typischen bezeichnet. Es gibt ferner viele Arten, von denen zwar Zygosporen und deren Keimung nicht bekannt sind, wohl aber Gonidienträger, welche mit den typischen vollständig gekannter Species in allen Haupteigenschaften so vollständig übereinstimmen, dass sie als denselben homolog gelten müssen und stets gegolten haben. Diese stehen daher auch in der hier zu behandelnden Kategorie.

Die Gonidien selbst sind, abgesehen von dem zweifelhaften und hier bei Seite zu lassenden Zygochytrium, überall bewegungslose, relativ dünnwandige, im übrigen den gewöhnlichen Bau besitzende einfache Sporen. Nach dem Modus ihrer Entwickelung, dem Bau ihrer Behälter und dem Bau und der Gliederung ihrer Träger werden hier wie bei den Peronosporeen vorzugsweise die Genera und die Unterabtheilungen der Gruppe characterisirt. Die von den Zygosporen, dem Mycelium u. s. w. hergenommenen Charactere kommen dann selbstverständlich dazu. Die Anordnung der folgenden kurzen Uebersicht soll hiernach eingerichtet werden. Ich schliesse mich dabei in der Umgrenzung und Benennung der einzelnen Genera an van Tieghem an, lediglich der Kürze und Bequemlichkeit halber und ohne seine weitgehenden Spaltungen endgültig gutheissen zu wollen. In der Haupteintheilung weiche ich von ihm ab. Nach dem Modus der Gonidien- resp. Sporenbildung lassen sich drei Hauptgruppen unterscheiden: Mucoreen: Sporen endogen in terminalen Sporangien

1) Verhandl. d. Gesellsch. naturf. Freunde z. Berlin I, p. 98.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 270.

durch Theilung des Protoplasma in Mehr- bis Vielzahl gebildet (vgl. § 18). Chaetocladieen: Sporen acrogen einzeln abgeschnürt (vgl. § 16). Piptocephalideen: Sporen acrogen durch Querzergliederung reihenweise gebildet (vgl. § 16).

1. Mucoreen. Die Sporangien (Fig. 71, *g*, *A*, S. 158) sind ohngefähr kugelige selten keulenförmige, am Hauptstamm oder den Zweigen des Trägers terminale Blasen. Sie sitzen bei Mortierella dem dünnen Ende des Tragzweiges mit schmaler Insertionsfläche auf, sind in dieser durch eine ebene basale Querwand abgegrenzt und zur Zeit der Reife ist ihre Wand mit Ausnahme der Insertionsfläche und deren nächster Umgebung in Wasser zerfliesslich. Bei den übrigen Genera (Fig. 71) ist die basale Wand aller oder der grösseren Sporangien conisch, kuppelförmig oder oval-blasig aufgetrieben und in den Innenraum emporgewölbt; sie wird nach dieser Gestalt Columella genannt. Hierher Pilobolus: Sporangium derbhäutig, aber mit basaler Quellschicht (S. 89), einzeln terminal auf unverzweigtem blasig geschwollenem Träger, mit der Reife von diesem abgeschleudert oder (Pilaira v. T.) abquellend. Mucor: Sporangiumaussenwand mit der Reife zerfliesslich, aussen meist mit kurzen abstehenden Nädelchen von Kalkoxalat incrustirt; Träger schmal fadenförmig, ohne oder mit vereinzelten monopodialen Verzweigungen (Phycomyces, Spinellus = Mucor fussiger durch die Zygosporenbildung, Sporodinia durch dichotome Sporangium- und Zygosporenträger von Mucor verschieden). — Die Genera Rhizopus, Circinella, Absidia haben den gleichen Sporangienbau wie Mucor, aber sympodiale Verzweigung der fadenförmigen Träger. Bei Rhizopus, speciell Rh. nigricans (= M. stolonifer) erheben sich von dem Mycelium die Träger wie Stolonen, erst bogig aufsteigend, dann ihre Spitze wiederum abwärts senkend. Sie können so eine Länge von 1 bis einigen Centimetern erreichen. Trifft ihre Spitze auf ein festes Substrat, so steht das bisherige Längenwachsthum still und es treten hinter derselben eine Anzahl von Zweiganlagen auf. Einige dieser wachsen nebst der Spitze des Stolo selbst zu kurzästigen, dem Substrat angepressten Rhizoiden heran; andere, meist 3—5 erheben sich von dem Substrat und werden zu straffen, 2—3 mm hohen Aestchen, deren jedes in ein Sporangium endigt; einer bis wenige endlich wachsen wiederum zu Stolonen aus, welche den gleichen Entwickelungsvorgang wiederholen können[1]). Absidia hat, nach van Tieghem ähnlichen Wuchs wie Rhizopus, mit dem Unterschiede jedoch, dass die Stolonen successiver Ordnungen sehr regelmässige Bögen beschreiben und ein Büschel sporangientragender Zweige oben auf der Wölbung der Bögen sitzt. Ueber die aufrechten sympodialen Träger von Circinella vgl. van Tieghem l. c. Während die bisher angeführten Genera nur Sporangien von einerlei Art besitzen, haben jene der Thamnidium-Gruppe deren zweierlei: Grosse, denen von Mucor völlig gleiche und wie diese auf dem nicht oder monopodial verzweigten Hauptstamm des Trägers terminale; und kleine, Sporangiolen, welche im regelmässigsten Falle auf den Enden reichverzweigter Seitenästchen des in ein grosses endigenden Trägers entstehen. Bei allen hierher gehörigen Formen kommen jedoch auch Träger vor, welche nur ein grosses Sporangium und andere, welche nur Sporangiolen bilden. Diese letztern sind von den grossen nicht nur durch die geringe Grösse und selbst bis auf 2 und 1 reducirte Sporenzahl verschieden, sondern auch durch die ebene oder schwach convexe, nicht als Columella emporragende Basal- und die relativ derbe, glatte, nicht incrustirte Aussenwand. Letztere persistirt auch nach Reifung der Sporen und wird oft erst mit der Keimung dieser gesprengt. Keimung und Keimungsproducte der beiderlei Sporen sind nicht verschieden. Nach der Gestalt und Verzweigung der sporangiolentragenden Aestchen unterscheidet van Tieghem die Genera Thamnidium, Chaetostylum, Helicostylum.

2. Chaetocladieen. Die hierher gehörige Gattung Chaetocladium umfasst zwei einander sehr ähnliche Species, welche gewöhnlich, in der § 5 beschriebenen Form auf grösseren Mucoreen schmarotzen. Die aus den Zygosporen erwachsenden faden-

---

1) Ueber Abweichungen von dieser Wuchsregel vgl. de Bary, Beitr. II und Wortmann, Botan. Zeitg. 1881 p. 368.

förmigen, aufrechten Gonidienträger endigen gewöhnlich in eine dünne pfriemenförmige Haarspitze. Unter dieser treiben sie einen meist 2—5gliedrigen Wirtel rechtwinkelig abstehender kurzer Aeste, die sich noch durch 2—3 weitere Ordnungen wirtelig verzweigen. Die mit den Ordnungen successive kürzer werdenden jeweiligen Hauptachsen endigen wieder in eine Haarspitze; die Seitenzweige letzter Ordnung schwellen zu unregelmässig kopfigen Basidien an, welche auf kurzen dünnen Sterigmen je 8—20 kugelige Sporen simultan abschnüren. Ebensolche Sporenstände mit Haarspitzen werden gebildet auf den Endverzweigungen reich verästelter Träger, welche sich, in ähnlicher Form wie die Stolonen von Rhizopus, von gut ernährten Mycelien bogig in die Luft erheben. In der Zahl und Anordnung der Wirtelglieder und der successiven Verzweigungsordnungen kommen viele Variationen vor; auch kann zumal bei schwachen Exemplaren an Stelle der terminalen Haarspitze ein Sporenköpfchen stehen. In der Hauptverzweigung der Stolonen ist eine strenge Regel kaum zu erkennen, sie scheint typisch unbegrenzt sympodial und monopodial stattzufinden. Von den Hauptästen endigen die einen in Sporenstände; andere ergreifen Mucor-Fruchtträger, wachsen diesen an, und von den blasigen Verwachsungsstellen aus werden neue Stolonen getrieben. Die Zygosporenbildung findet ebenfalls an den Stolonen statt. Neben Chaetocladium dürfte Cunninghams Choanephora hierher gehören, mit kriechendem endophytem Mycel, aufrechten geraden Fruchthyphen, welche in doldig geordnete kopfige, viele Sporen simultan abschnürende Basidien endigen.

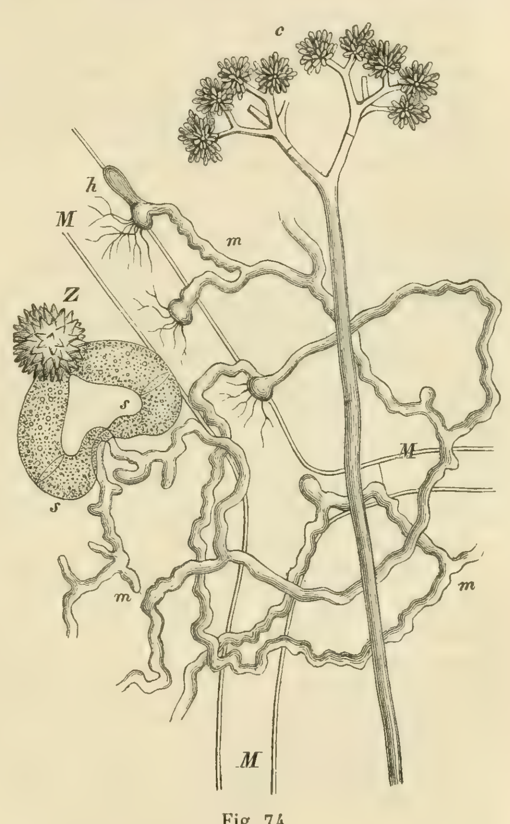


Fig. 74.

Piptocephalideen. Syncephalis. Von dem sehr zarten Mycelium entspringen kurze, aufrechte, an der Basis mit einem Rhizoidenkranz versehene, einzellige und meist ganz unverzweigte (bei S. furcata einmal gegabelte) Träger. Auf ihrem kopfig angeschwollenen Scheitelende wird eine dichte Dolde von einfachen oder gabelspaltigen Sporenreihen durch Querzergliederung cylindrischer Mutterzellen gebildet. Vgl. § 16. Piptocephalis (Fig. 74) ist von Syncephalis verschieden durch wiederholt gabelig verzweigte, septirte, oft sehr stattliche Traghyphen und dadurch, dass die kopfigen, die Sporenreihen tragenden Scheitelenden mit letzteren bei der Reife abfallen. Das Mycelium der Angehörigen beider Genera lebt parasitisch von grösseren Mucorinen, in welche es mittelst feiner Haustorien (§ 5) eindringt.

Fig. 74. Piptocephalis Freseniana. *M* Stück eines Mycelschlauchs von Mucor Mucedo. *m* Mycel von Piptocephalis, mit den Haustorien *h* an den Mucor angesetzt und (die feinen Fäden) eingedrungen. *c* Gonidienträger. Z Zygospore auf ihren beiden Suspensoren *s*. *c* 300mal, die übrigen Fig. 630mal vergr. Nach Brefeld aus Sachs' Lehrbuch.

Die Gonidienbildung von Chaetocladium und den Piptocephalideen wurde oben (§ 16) den bei Chaetocladium, Piptocephalis Freseniana und Syncephalis beobachteten Thatsachen gemäss beschrieben und benannt. Van Tieghem fasst sie anders auf. Er lässt die Sporenkette von Syncephalis und Piptocephalis wie die Gonidien von Mucor durch alleinige Theilung des Protoplasmas der Mutterzelle entstehen und dann frei werden durch Schwinden (resorption) der Membran letzterer; und betrachtet die acrogenen Sporen von Chaetocladium als einsporige, (von der Spore vollkommen ausgefüllte) Sporangien, den Sporangiolen der Thamnidien zunächst vergleichbar. Das sind dem Thatbestand nicht entsprechende Interpretationen, augenscheinlich entsprungen aus der Erkenntniss, dass alle hier in Rede stehende Gonidienbildungen homolog sind, und andererseits der irrthümlichen Meinung, die homologen Sporen müssten genau nach dem nämlichen Zellbildungsmodus entstehen. Natürlich kommt man mit solchen Interpretationen hier nicht weiter als in anderen, schon S. 126 berührten Fällen ältern Datums. Die Homologien ergeben sich in unserem Falle, wie oben ausgeführt, ganz einfach ohne solche künstliche Nachhülfe; und umgekehrt zeigt der vorliegende Fall besonders deutlich, dass Glieder und Zellen auch dann homolog sein können, wenn nicht alle bei ihnen beobachteten Erscheinungen genau einer und derselben Kategorie des momentan geltenden Zellbildungsschemas angehören.

§ 44. Accessorische Gonidien. Mit Bildung der beschriebenen Glieder ist für eine Reihe von Arten, z. B. Sporodinia grandis, Brefeld's Mucor Mucedo, Rhizopus nigricans, Chaetocladium, der Formenkreis erschöpft. Bei anderen Arten können zu den typischen noch andere Gonidien-Bildungen hinzukommen, manche selbst von ausgezeichneter für Species und Genera characteristischer Form und Structur. Dem Anschein nach kommen dieselben immer an mangelhaft ernährten, resp. alten Mycelien vor, doch sind die Bedingungen ihres Entstehens nicht überall klar ermittelt. Ein anderer allgemeiner Name als der in der Ueberschrift genannte ist kaum zu finden. Viele derselben sind von van Tieghem Chlamydosporen, Stylosporen genannt worden, andere Gemmen u. s. f. Am zweckmässigsten wird wohl von Fall zu Fall ein anschaulicher Name gewählt.

Characteristische accessorische Gonidien sind zunächst die Acrogonidien von Mortierella und einigen Syncephalis-Arten. Sie werden von dünnen cylindrischen Mycelästchen einzeln acrogen abgegliedert, sind kugelig, bei den Mortierellen meist stattlich (Durchmesser bis 20 μ und mehr), bei Syncephalis klein (6 μ), mit derbem, je nach Species characteristische, warzige, stachelige Oberflächensculptur zeigendem Epispor, und treiben Keimschläuche, welche zu normalem Mycelium auszuwachsen vermögen. Bei Mortierella entspringen sie von vereinzelten oder in kleinen Dolden zusammenstehenden aufrechten Mycelästchen; bei den Syncephalis-Arten von kurzen Stielchen, welche in dicht traubiger Anordnung von einem spindelförmig angeschwollenen Stück eines Mycelfadens rechtwinklig abstehen. — Ein sehr merkwürdiger hierher gehöriger Fall ist der von Cunningham für seine Choanephora beschriebene. Für die typischen Gonidienträger dieser Form müssen die oben erwähnten Basidienköpfe nach ihrem Vorkommen an dem normal entwickelten Mycelium unbedingt gehalten werden, wenn auch die Keimung der Zygosporen hier noch nicht bekannt ist und daher diese Anschauung nicht bestätigen kann. An alten, schlecht ernährten Mycelien nun treten, neben magern Basidienköpfen einfache, aufrechte Fruchthyphen auf, welche auf ihrem Scheitel ein kugeliges Mucor-Sporangium bilden, mit warziger Aussen-, schwach con-

vexer Basalwand und einer Mehrzahl ovaler glatthäutiger Sporen. Letztere können wieder zu einem normalen Mycelium auskeimen.

Eine andere accessorische Gonidienform ist unter dem Namen Gemmen, Brutzellen bekannt. Ihre Bildung geht im allgemeinen so vor sich, dass kurze protoplasmareiche Stücke eines Myceliumschlauches oder Gonidienträgers durch Querwände abgegrenzt werden zu cylindrischen oder annähernd kugelige, ei-, birnförmige u. s. w. Gestalt annehmenden Zellen, welche oft derbe Membranen erhalten und dann unter geeigneten Vegetationsbedingungen, oft nach langem Ruhestand, zu normalen Mycelschläuchen auszuwachsen vermögen. Während des Ruhezustandes sind diese Zellen von ziemlich homogenem Protoplasma dicht erfüllt; manchmal, zumal an schlecht ernährten, absterbenden oder abgestorbenen Exemplaren können sich in diesem grosse zahlreiche Fetttropfen aussondern, eine Erscheinung welche früherhin zu Missverständnissen vorübergehend Anlass gegeben hat [1]. Solche Gemmen kommen erstlich an alten Mycelien und, bei Mucor-Arten, auch an Fruchtträgern, deren Protoplasma grösstentheils zu anderweitiger Gonidienbildung verbraucht ist, häufig vor als cylindrisch-ovale, in dem übrigens protoplasmaleeren Faden wie Pfropfe ordnungslos intercalar gestellte Zellen [2]. Sie sind bei vielen Formen, zumal von Mucor, eine häufige Erscheinung; bei manchen, z. B. Chaetocladium, Piptocephalis, Phycomyces allerdings noch nicht beobachtet. In alten Culturen von Pilobolus kommen sie, ausser an den dünnen Mycelästen, nicht selten vor in den dicken Anschwellungen dieser, welche sich bei continuirlicher Vegetation zu dem typischen Gonidienträger entwickeln — gleichsam auf der ersten Stufe dieser Entwickelung stehen gebliebene und in Ruhezustand übergegangene Anfänge von Gonidienträgern, mit derber gelbbrauner Aussenmembran und dichtem rothgelbem Protoplasma, Zygosporen täuschend ähnlich, und beim Keimen in einen typischen Gonidienträger auswachsend. — Auch die glatthäutigen »Chlamydosporen« von Mortierella, welche van Tieghem beschreibt, gehören hierher; jene welche nicht intercalar sondern terminal an den Mycelfäden stehen, sind augenscheinlich Uebergangsformen zu den oben besprochenen Acrogonidien.

Manche Mucoreen bilden ausserdem unter bestimmten Vegetationsbedingungen Gemmen, welche man von den letztgenannten als Reihengemmen, und als Sprossgemmen unterscheiden kann. Am genauesten ist diese Erscheinung für Mucor racemosus bekannt und von Brefeld [3]) beschrieben, sie kommt aber nach van Tieghem auch anderen leicht zu unterscheidenden Arten zu. Die Bildung der Reihen tritt ein, wenn das Mycelium in eine nährstoffhaltige Flüssigkeit, zumal alkoholgährungsfähige Zuckerlösung untergetaucht und hierdurch von freiem Zutritt von Sauerstoff abgesperrt wird. Zahlreiche Querwände theilen die ganzen Mycelschläuche in bis zur Scheibenform kurze,

---

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1868, p. 765.

2) Vgl. Bail, Flora 1857, Taf. XIII. Zabel, Mélanges biolog. Acad. St. Petersbourg T. III. Brefeld, in Thiel, Landw. Jahrb. V (1876) p. 282 ff., Taf. 1, und die unten citirten Schriften passim.

3) Landw. Jahrb. l. c.; Flora 1873.

protoplasmastrotzende Glieder. Dieselben können confervenartig, wie Berkeley 1838 sagte[1]) vereinigt bleiben oder sich von einander lösen, und zeigen unter gleichbleibenden Bedingungen vielfach üppiges Sprosspilzwachsthum (vgl. S. 4). Bringt man Sporen unter die angegebenen Bedingungen, so tritt an ihnen, nachdem sie zu grossen kugeligen Blasen angeschwollen sind, die Sprosspilzvegetation direct ohne vorherige Keimschlauchbildung ein. Die aus derselben hervorgehenden Sprosse haben vorherrschend, wenn auch nicht ausschliesslich die Form kugeliger, bis über 40 μ gross werdender Blasen, welche bei üppiger Entwickelung an beliebigen Orten ihrer Oberfläche wiederholt neue Sprossgenerationen treiben, die theils im Verbande bleiben, theils von einander getrennt werden. Man hat diese Sprosspilzform von Mucor theils ihrer Formähnlichkeit mit Hefesaccharomyceten theils ihrer Alkoholgährung erregenden Wirkungen halber früher als »Kugelhefe«, »Mucorhefe« bezeichnet. Unter bestimmten Bedingungen zeigen sie das Verhalten von Mucor-Sporen.

Alle die beschriebenen Gemmenformen nämlich vermögen bei geeigneter Ernährung unter Luftzutritt, sofort oder nach längerem Ruhezustand, wiederum zu normalem Mucormycel auszukeimen. An feuchter Luft ohne Nährstoffzufuhr cultivirt, vermag jede Gemme von M. racemosus auf Kosten ihres Protoplasma zu einem typischen, aber minimalen, im extremen Falle nicht mehr als 8 Sporen in einem Sporangium enthaltenden Gonidienträger auszuwachsen (Brefeld l. c.).

Zweifelhafte Mucorinen. 1. Sorokin[2]) hat als Zygochytrium aurantiacum einen unter Wasser auf todten Insecten wachsenden Pilz beschrieben, welcher wenn sich die Beobachtung des Autors bestätigt eine kleine, der Wasservegetation angepasste Mucoree ist. Die ganze Pflanze besteht aus einem zweimal gabeligen, im Ganzen kaum 0,1 mm hoch werdenden aufrechten Schlauche, der ohne eigentliches Mycelium, mit kurz lappiger Basis dem Substrat ansitzt. An den Enden der Gabelzweige werden runde, zahlreiche Schwärmsporen mit einer Cilie wie bei den Chytridieen (vgl. § 46) producirende Sporangien gebildet; an vollständigen Exemplaren ausserdem, in der ersten Gabelung, eine Zygospore, nach dem für Mucor beschriebenen Modus. Der Entwickelungsgang ist im übrigen dem von Mucor gleich. Die Bestätigung bleibt abzuwarten.

2. Van Tieghem (II) beschreibt als Dimargaris cristalligena und Dispira cornuta zwei auf Koth wachsende Pilze, welche durch die Gonidienträger höchst ausgezeichnet sind, im übrigen aber mit Piptocephalis übereinstimmen durch den Parasitismus auf Mucorinen, die Form in welcher sie in diese eindringen, die querwandigen Gonidienträger und die kettenweise Bildung der Gonidien. Die Genesis der Ketten ist zwar nicht ausführlich beschrieben, die Abbildungen lassen aber die gleiche wie bei Piptocephalis vermuthen. Hiernach ist es zwar keineswegs ausgemacht aber doch vorwiegend wahrscheinlich, dass sich diese Pilze der Piptocephalis-Gruppe anschliessen, zumal ausserhalb der Mucorinen keine anderen bekannt sind, welchen sie der Gestalt nach nahe kommen. Die Entscheidung hierüber wird von der eventuellen Auffindung der Zygosporen resp. einer andern diesen homologen Fructificationsform abhängen.

3. Letzteres gilt auch von einer kleinen, etwa als Coemansieen zusammenzufassenden Gruppe, welche aus Coemans' Kickxella, Martensella, denen van Tieghem und Le Monnier Coemansia hinzugefügt haben, besteht. Die Lebensweise dieser Pilze, wenigstens der Kickxella und Coemansia, ist nach van Tieghem die nämliche wie bei Piptocephalis. In dem Bau ihrer — ausser dem Mycelium bis jetzt allein bekannten — Gonidienträger

1) Magaz. of Zool. and Botany. Vol. II, p. 390.

2) Bot. Zeitg. 1874, p. 305.

entfernen sie sich allerdings erheblich von den bekannten Gliedern der Mucorinengruppe. Ihre gemeinsame Haupteigenthümlichkeit besteht in dem Besitz von Basidienzweigen, von etwa spindeliger Gestalt und sichelförmiger Krümmung, welche durch Querwände in mehrere Zellen getheilt sind und an diesen zahlreiche Sporen abschnüren; und zwar auf der concaven Seite des Zweiges, dicht bei einander, in zwei bis mehreren kammartigen Längsreihen simultan und einzeln. Die Sporen selbst sind schmal spindelförmig, beiderseits spitz und treiben die Keimschläuche senkrecht zu ihrer eigenen Längsachse. Solche Basidienzweige bilden bei Kickxella einen 6—14gliedrigen Wirtel am Scheitel des gewöhnlich sonst unverzweigten septirten aufrechten, die Höhe von 0,3 mm kaum erreichenden Tragfadens, und sind mit ihren Concavseiten aufwärts gerichtet. Bei den andern Genera stehen sie in locker traubiger Anordnung einzeln an den gabelig verzweigten Aesten des Trägers. Von Zygosporen ist nichts bekannt. Dagegen fanden schon Coemans, nachher auch van Tieghem und Le Monnier in der Nähe der Gonidienträger von Kickxella kleine Ascomyceten-Sporenfrüchte; ob diese aber zu jenen gehören ist durchaus zweifelhaft.

Historisches. Der Entwickelungsgang der Mucorinen wurde zuerst von mir in der (1860 ausgeführten) 1864 vollständig publicirten Untersuchung über Sporodinia oder Syzygites megalocarpus, — dann von Tulasne, 1867, an Mucor fusiger vollständig beobachtet, nachdem Tulasne schon 1855 gezeigt hatte, dass die mit den beiden erstgenannten Gattungsnamen bezeichneten Pilzformen Theile einer und derselben Species sind. Schacht theilte mit den meinigen übereinstimmende Resultate über Sporodinia gleichzeitig (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. zu Bonn, 7. April 1864), nicht früher mit. Die fernere Erweiterung unserer Kenntnisse von dieser reichen Gruppe ist der Hauptsache nach Brefeld und van Tieghem zu verdanken. In der 1865 mit Woronin publicirten Arbeit (Beitr. II) hatte ich noch eine Entwickelungsgeschichte von Rhizopus nigricans publicirt, welche jedoch durch die mangelnde Keimungsgeschichte der Zygosporen unvollständig ist. In derselben Arbeit wurde dadurch einige Confusion angerichtet, dass wir das auf Mucor parasitirende Chaetocladium in den Formenkreis von Mucor Mucedo stellten, auf Grund von Culturversuchen welche, wesentlich durch meine, nicht Woronin's Schuld, ungenau controlirt worden waren. Dass auch Thamnidium elegans in diesen Formenkreis gezogen wurde ist zwar unrichtig, aber schon darum kein schwerer Fehler weil es Gonidienträger ohne Sporangiolen bilden kann, welche alsdann von denen des Mucor Mucedo kaum zu unterscheiden sind, und für die Beurtheilung des Entwickelungsganges der Mucoreen war die Trennung oder Nichttrennung zweier nächstähnlicher Species ziemlich gleichgültig. Brefeld unternahm dann auf meine Veranlassung eine Revision der »anscheinend regellosen Pleomorphie« jenes collectiven vermeintlichen Mucor Mucedo und gelangte zur Aufklärung des wahren Sachverhalts. Van Tieghem und Le Monnier bestätigten und erweiterten zuerst unsere unrichtigen, dann Brefeld's richtige Resultate.

Andere von der vorstehenden Darstellung abweichende Ansichten über den Mucorinen-Entwickelungsgang, insbesondere auch die § 78 noch zu berührende vermeintliche genetische Beziehung zwischen Mucor und Saccharomyces gehören der Geschichte des Pleomorphie-Enthusiasmus (S. 137) an. Die citirte und nachstehend zu citirende Speciallitteratur enthält die Hinweisungen auf dieselben. Auch bezüglich der in älterer Zeit vielventilirten sonderbaren Controversen über den Bau des Mucor-Sporangiums sei auf sie hingewiesen. Zumal für eine so vielbesprochene Gruppe wie die Mucorinen sind hier nachstehend nur die Hauptquellen zu citiren, in welchen der Suchende dann auch manche Detailcitate finden wird.

Litteratur der Mucorinen.

de Bary u. Woronin, Beiträge, I u. II.

Tulasne, Note sur les phénomènes de Copulation etc. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. VI. (1867).

O. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze I und IV.

P. van Tieghem et G. Le Monnier, Recherches sur les Mucorinées. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. 17, (1873). Im Text als van Tieghem I citirt.

P. van Tieghem, Nouvelles Recherches sur les Mucorinées. Ibid. 6. Sér. Tom. I (1875). Im Text citirt als v. T. II).

——, Troisième Mémoire sur les Mucorinées (citirt als v. T. III). Ibid. 6. Sér. Tom. IV. (1878).

G. Fresenius, Beitr. z. Mycologie I (1850), III (1863).

E. Coemans, Spicilège mycologique Nr. 3, in Bull. Soc. Bot. Belg. I. (Kickxella).

——, Quelques Hyphomycètes nouveaux (Mortierella, Martensella). Bull. Acad. Roy. de Belgique. 2. Sér. Tom. XV.

——, Recherches sur le polymorphisme et les différents appareils de reproduction chez les Mucorinées. I u. II. Ibid. Tom. XVI.

——, Monographie du genre Pilobolus. Mém. couronnés de l'Acad. R. d. Belgique. Tom. XXX.

H. Hoffmann, Icones analyt. fungorum IV (1865), (Mucor, Rhizopus).

Zimmermann, Das Genus Mucor. Chemnitz 1871.

J. Klein, Zur Kenntniss des Pilobolus, Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII, p. 305.

A. Gilkinet, Mémoire sur le polymorphisme des Champignons (Mém. couronn. Acad. Belg. T. XXVI, 1878).

O. Brefeld, Ueber Gährung. III. Landw. Jahrb. ed. Thiel. V, 1876. (Mucor racemosus).

D. D. Cunningham, On the occurrence of conidial fructification in the Mucorini, illustrated by Choanephora. London Linn. Soc. Transact. 2. Ser. Vol. I. (1878).

Bainier, Observations sur les Mucorinées et sur les zygospores des Mucorinées. Ann. sc. nat. 6. Sér. T. XV (1883). Mir erst während des Druckes bekannt geworden.

Entomophthoreen.

§ 45. Diese kleine Gruppe ist mit Benutzung der für die Mucorinen angewendeten Terminologie kurz zu schildern, wenn vorausgeschickt wird, dass die der Beschreibung zu Grunde liegenden Pilze in die Leibeshöhle lebender Insecten eindringen, sich innerhalb derselben entwickeln und nur ihren Gonidienapparat auf Hyphenzweigen bilden, welche nach dem Tode der Thiere die Körperdecken dieser durchbohren und an der Aussenfläche derselben ihr Entwickelungsziel erreichen.

Aus dem durch die Haut in die Leibeshöhle des Thieres gedrungenen Keimschlauche entstehen bei einer Anzahl Arten, z. B. Empusa Muscae, E. macrospora Now., durch wiederholte Sprossung zahlreiche getrennte, anfangs kugelige Zellen, deren jede mit dem Tode des Thieres zu einem langen protoplasmareichen Schlauche auswächst. Bei anderen Arten, wie Entomophthora radicans, E. ovispora, curvispora entwickelt sich aus dem eingedrungenen Keimschlauch ein aus reich verzweigten, querwändigen und oft durch Anastomosenäste verbundenen Fäden gebildetes Mycelium. Nach dem Tode des Thieres bildet der Pilz in der Mehrzahl der Exemplare auf der Aussenfläche Gonidien. Bei den Empusen durchbohrt das eine Ende jedes einzelnen Schlauches die Haut, wächst als kurzer, cylindrisch keulenförmiger Körper über die Aussenfläche derselben hinaus und bildet dann acrogen eine einzelne Spore, welche durch den S. 77 beschriebenen Spritzmechanismus abgeschleudert wird. Zu diesen Leistungen wird Protoplasma und Inhalt des Schlauches verbraucht, dieser geht dann zu Grunde. — Bei den Entomophthoren treten zahlreiche Zweige des entozoischen Mycels auf die Hautoberfläche des gestorbenen Thieres, um sich hier in reichlichster

Weise weiter zu verästeln, derart, dass sie alsbald den todten Körper in einen dichten Filz einhüllen. Bei weitem die grösste Masse dieses besteht aus annähernd senkrecht zur Körperfläche gestellten Verzweigungen, deren in annähernd gleicher Fläche endigenden ein dichtes Hymenium bildenden äussersten Aestchen cylindrisch-einzellig sind und auf ihrem Scheitel schliesslich, in der oben angegebenen Weise, je eine Spore abgliedern und abwerfen. Auf der Bauchseite des todten Thieres, insbesondere der von E. radicans befallenen Raupen, bilden sich ausserdem, und früher als das sporenbildende Hymenium, an bestimmten Stellen Hyphen und Hyphenbüschel zu Rhizoiden aus, welche den Körper an die Unterlage befestigen. Zu der Sporenbildung wird in beiden Fällen das ganze Protoplasma des Pilzes verbraucht; in dem Maasse als jene an den Schlauch- oder Zweigenden successive erfolgt collabirt die Masse des letzteren und mit ihr die occupirte Leiche; zuletzt bleibt ein geschrumpfter, vertrocknender Rest zurück, umgeben von einem Hofe abgeworfener Sporen, resp. Gonidien. Letztere sind sofort keimfähig und keimen bei geeigneter Wasserzufuhr; entweder indem sie einen Keimschlauch treiben, der eventuell sofort in ein geeignetes Thier eindringt und den beschriebenen Entwickelungsprocess von neuem beginnt; oder indem sie zu nur kurzen Schläuchen auswachsen, die auf ihrem Scheitel eine neue, secundäre Gonidie abgliedern, welcher die gleichen Eigenschaften zukommen, wie der primären. Die Keimkraft der Gonidien erlischt schnell, bei E. Muscae z. B. nach längstens etwa 14 Tagen.

In der Mehrzahl der befallenen Thiere sind die Pilze auf die beschriebenen Entwickelungsprocesse beschränkt. In anderen kommt es, neben geringer Gonidienbildung oder ganz ohne solche, zur Entwickelung von Zygosporen oder Azygosporen. Diese entstehen bei den meisten Arten im Inneren des Thierleibes. Die Zygosporenbildung beschreibt Nowakowski für Ent. ovispora und curvispora folgendermaassen. Die Zellen benachbarter Fäden treten durch entsprechende Ausstülpungen in H-förmige Vereinigung und an der Berührungsstelle der Ausstülpüngen in offene Communication. Nahe der Vereinigungsstelle, auf dem Querbalken des H selbst oder dicht neben demselben, tritt dann eine kugelige Ausstülpung auf, welche mit ihrem Wachsthum das gesammte Protoplasma des copulirten Zellpaares aufnimmt und sich dann durch eine Membran als Zygospore abgrenzt — letzteres Wort in dem Sinne genommen wie oben bei Piptocephalis.

Azygosporen werden für diese Species nicht angegeben. Ent. radicans dagegen und die von Nowakowski untersuchten Empusen haben nur Azygosporen, welche an den Schläuchen theils als seitliche Auswüchse, bei der von Nowakowski als Lamia culicis unterschiedenen Art aber gleich den Gonidien acrogen gebildet werden ohne Copulation. Nach diesen Daten findet hier also bezüglich der Copulation ein nach Species verschiedenes Verhalten statt, ähnlich wie bei den Saprolegnieen bezüglich des Vorhandenseins oder Mangels der Antheridienzweige. Zygosporen sowohl wie Azgyosporen bilden sich in der gleichen Weise zu Dauersporen aus. Die Membran wird stark verdickt und in ein dickes, meist hell gelbliches bei den meisten Formen glattes Epi- und ein dünneres Endospor gesondert, in dem Protoplasmakörper sondert sich

ein grosser kugeliger ungefähr centraler Fetttropfen von der feinkörnig-trüben Grundmasse. Nach Bildung der Dauersporen wird das Mycelium aufgelöst und verschwindet, so dass sie in dem mumificirten Insectenleib allein zurückbleiben. Die Keimung der Dauersporen ist von Nowakowski bei Empusa Grylli beobachtet und besteht hier in der Austreibung eines kurzen Schlauches (Promycelium), welcher an seinem Scheitel eine Gonidie bildet und abschleudert wie die oben beschriebenen Gonidienträger.

Vorstehende Darstellung resumirt Brefeld's und Nowakowski's Beobachtungen. Die Differenzen welche zwischen den Publicationen beider Autoren bezüglich der Copulation bestehen, erklären sich, wie angegeben, durch das verschiedene Verhalten der verschiedenen Species. — Der in früherer Zeit öfter behauptete genetische Zusammenhang von Entomophthoreen mit anderen Pilzformen, zumal Saccharomyceten und Saprolegnieen gehört der Geschichte der Irrthümer an. Auskunft über denselben ist eventuell durch die citirte Litteratur zu erhalten.

Eine wohl auch hierher gehörige, nur mit derbwandigen warzigen Dauersporen versehene Form, welche Erdraupen tödtet, hat Cohn als Tarichium beschrieben. Sie bedarf nach Nowakowski's Urtheil bezüglich der Entwickelung und Zugehörigkeit noch genauerer Untersuchung.

Die Entomophthoreen sind übrigens nicht ausschliesslich Insectenbewohner. Nach den von Leitgeb mitgetheilten Daten gehört zu denselben Completoria complens, ein kleiner, in den Zellen von Farnprothallien schmarotzender Pilz. Was Leitgeb über seinen Bau, seine Gonidienbildung an aus den Zellen ins Freie getretenen Zweigenden und seine Dauersporen angibt stimmt fast genau zu Empusa und Entomophthora. Ferner kündigt Brefeld (Hefenpilze, p. 10) neuerdings eine hierher gehörige Form an, welche er schmarotzend in Tremellinen fand und Conidiobolus utriculosus nennt.

Litteratur der Entomophthoreen.

F. Cohn, Empusa Muscae und die Krankheit der Stubenfliegen. N. Act. Acad. Leopoldin. Vol. XXV. pars I (1855).

S. Lebert, Die Pilzkrankheit der Fliegen. Verhandl. d. Naturf. Ges. zu Zürich, 1856.

G. Fresenius, Ueber die Pilzgattung Entomophthora. Abhandl. d. Senkenberg. Gesellsch. Bd. II. (1858).

O. Brefeld, Unters. über d. Entw. d. Empusa Muscae und E. radicans. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. XII (1873).

F. Cohn, Ueber eine neue Pilzkrankheit d. Erdraupen. Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. I, p. 58 (1874).

L. Nowakowski, Die Copulation einiger Entomophthoren. Bot. Zeitg. 1877, p. 217.

Brefeld, Unters. üb. Schimmelpilze, IV, (1873) p. 97; Hefepilze l. c.

H. Leitgeb, Completoria complens, ein in Farnprothallien schmarotzender Pilz. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 84. 1. Abth. (1881).

N. Sorokin, Zwei neue Entomophthora-Arten. Cohn, Beitr. z. Biol. II, Heft 3.

A. Giard, Deux espèces d'Entomophthora etc. Bulletin Scientif. du Départ. du Nord. 2. Sér. 2. Nnnée, No. 11, p. 253.

L. Nowakowski, Entomophthoreae, Abhandl. d. Acad. d. Wiss. z. Krakau 1883, 31 S. (polnisch), 5 Taf. 4°. Referat darüber Bot. Zeitg. 1882, p. 560.

Chytridieen.

§ 46. Unter diesem Namen fasst man eine nachgerade sehr mannichfaltige Reihe kleiner mikroskopischer Formen zusammen, welche ihre ganze Ve-

getation, oder wenigstens bestimmte Stadien der Sporenbildung unter Wasser durchmachen und morphologisch das gemeinsam haben, dass sie in Sporangialzellen von bestimmter, begrenzter Gestalt Schwärmsporen bilden, die gewöhnlich mit einer Cilie versehen sind und wiederum direct oder durch Vermittelung unscheinbarer Zwischenstadien zu Sporangialzellen herangewachsen. Von einer Anzahl Formen sind ausserdem Dauersporen bekannt, welche bei der Keimung wiederum direct zu Sporangien werden oder solche nach kurzem Zwischenstadium bilden. In jener Sporangien- und Schwärmsporenbildung herrscht eine so grosse Aehnlichkeit, dass man die ganze Reihe der Species immer, man kann fast sagen instinctmässig, als in naher Verwandtschaft zusammengehörig betrachtet. Die Kenntnisse von den einzelnen Species sind jedoch so ungleich und der Entwickelungsgang der bestbekannten Formen in den extremen Fällen ein so verschiedener, diese Extreme aber durch bekannte Zwischenformen so unvollständig verbunden, dass man sich derzeit doch fragen muss, ob hier wirklich eine natürliche Verwandtschaftsreihe vorliegt, und nicht eine Anzahl von Gruppen ähnlicher Anpassung und in Folge dieser ähnlicher Gestaltung, aber verschiedener nächster natürlicher Verwandtschaftsbeziehungen. Mit diesem Vorbehalt seien nachstehend zuerst die allen gemeinsamen Gestaltungserscheinungen dargestellt. Vgl. die unten folgenden Fig. 75—77.

Die Sporangien sind Zellen von specifisch-mannichfaltiger Form und Durchschnittsgrösse, häufig mit einem bis mehreren warzen- oder halsartigen Fortsätzen versehen, aus deren vorquellendem Scheitel zuletzt die Schwärmsporen entleert werden, oder welche (Ch. Olla) zu demselben Zwecke als Deckel abgeworfen werden. Sie sind, wenn erwachsen, mit mässig derber Cellulosewand versehen, mit gleichmässig feinkörnigem fettreichem Protoplasma dicht erfüllt und dieses theilt sich zuletzt simultan in zahlreiche Sporen. Bei den meisten Arten geht der Theilung eine Sonderung der je nach Species farblosen oder gelb, orange, rosa gefärbten Protoplasmakörnchen in ebensoviele, durch schmale hyaline Streifen getrennte Gruppen voraus, in deren jeder dann die Körnchen sucessive zu immer grösseren, zuletzt zu einer einzigen der Hauptmasse nach aus Fett bestehenden Kugel zusammenfliessen. Diese Fettkugel liegt dann, meist excentrisch, in dem Körper des Schwärmers, welcher im übrigen aus hyalinem Protoplasma besteht und in welchem bei grösseren Formen ein Zellenkern erkennbar ist[1]). Nach dem Freiwerden ist ein solcher Schwärmer rundlich oder länglich, und mit einer den Körperdurchmesser an Länge mehrmals übertreffenden Cilie versehen. Die Fettkugel ist vorwiegend häufig, aber nicht immer dem Insertionspunkte der Cilie genähert, Ausnahmen von dieser Structur kommen bei den meisten Arten nur als Monstrositäten vor. Bei manchen jedoch fehlt die Fettkugel (Chytr. macrosporum, roseum u. a.); und die Sporen der Olpidiopsis Saprolegniae, Woronina und Rozella haben nach A. Fischer immer zwei Cilien.

Die Sporen werden durch die § 20 beschriebenen Quellungsprocesse aus den Sporangien entleert, bei den einen Species zunächst durch Gallerte zu

1) Vgl. oben S. 115—117.

einer Masse zusammengehalten, aus welcher sich dann allmählich eine nach der andern befreit; bei anderen Species einzeln sucessive den Sporangienraum verlassend. Wo die Dimensionen und die Geschwindigkeit der Bewegungen genaue Beobachtungen gestatten, sieht man bei diesen Befreiungen gewöhnlich die Cilie dem Körper nachfolgen. Die Bewegung in dem Wasser ist bei vielen Arten anschaulich als eine hüpfende beschrieben worden: ruckweise Fortbewegung in nicht streng bestimmbarer Richtung wechselt in längeren oder kürzeren Perioden mit Stillstand, und mit jedem Ruck ist ein peitschenartiges Schlagen der Cilie verbunden. Doch ist diese Bewegungsform nicht allen Species eigen. Die Sporen von Nowakowski's Chytr. Mastigothrichis, und die eminent phototactischen von Polyphagus Euglenae und Strasburger's Chytr. vorax rücken unter gleichmässiger Rotation um die Längsachse mässig geschwind vor, und zwar mit dem cilienfreien Ende voran, die bei der Bewegung anscheinend ganz passive Cilie nachschleppend. Die Bewegungszeit dauert je nach Einzellfall verschieden lang, selten über eine Stunde, oft viel kürzer, in einzelnen Fällen, z. B. Synchytrium Taraxaci, auch erheblich länger. Gegen Ende derselben tritt, wenigstens häufig, an Stelle der beschriebenen Erscheinungen eine undulirende Veränderung des Körperumrisses und ein amöboides Kriechen auf festem Substrat, wobei die Cilie nachgeschleppt wird.

Die Dauer- oder Ruhezellen, resp. -Sporen der Chytridieen kommen ihrer Grösse nach den Sporangien durchschnittlich nahe oder gleich, und sind vor diesen ausgezeichnet durch derbe, oft sehr derbe und vielschichtige Membranen, deren als Epispor zu bezeichnende äussere Schichten bei vielen Arten gefärbt und sklerotisch, bei manchen mit warzenförmigen oder fein stachelartigen Prominenzen versehen sind; ferner durch sehr dichtes Protoplasma, welches reiche Mengen von Fett enthält; letzteres in kleineren Tropfen oder Körnern gleichförmig vertheilt, z. B. Synchytrium spec., oder aber angesammelt zu wenigen oder einem einzigen relativ grossen runden Fetttropfen, z. B. Polyphagus, Chytridium Brassicae Wor., Rhizidium mycophilum ABr., Chytrid. Olla. Nach längerem Ruhestande keimen die Dauersporen.

Suchen wir uns hiernach eine Vorstellung von dem Entwickelungsgang der Chytridieen zu bilden, so lassen sich für diesen nach den derzeit bekannten Thatsachen vier Typen herausfinden, welche vielleicht paarweise in zwei Haupttypen zusammengeordnet werden könnten. Jeder derselben hat einen oder einige Hauptrepräsentanten und diesen schliesst sich meist je eine oft grosse Anzahl unvollständig untersuchter Formen zweifelhaft an. Uebergänge von einem Typus zum andern sind zweifelhaft.

§ 47. 1. Rhizidieen. Durch die schönen Untersuchungen Nowakowski's ist eine hierher gehörende Form, der auf ruhender Euglena viridis parasitische Polyphagus Euglenae die bestbekannte Chytridiee geworden (vgl. Fig. 75). Die im Wasser zur Ruhe gekommene Schwärmspore nimmt Kugelform an und treibt alsbald, nach unbestimmten Richtungen, haardünne rhizoide Schlauchfortsätze (*B*). Trifft einer von diesen auf eine ruhende Euglena (*e*), so dringt er in deren Körper ein, diesen zum Behufe der Ernährung des Parasiten zerstörend und aussaugend. Letzterer beginnt zu wachsen, die Rhizoidschläuche werden grösser und dicker, neue werden getrieben, verzweigen sich und ergreifen

und zerstören immer neue Euglenen, wenn sie sie treffen. So kann ein reich verzweigtes Pflänzchen entstehen, mit haardünnen Endästchen, welche in grössere Hauptstämme und durch diese in den Körper der ursprünglichen Spore zusammenlaufen. Letzterer ist inzwischen auf Kosten der von den Rhizoiden ausgesogenen Euglenen zur grossen, runden oder länglichen Blase herangewachsen. Hat er eine, je nach der zugeführten Nahrung wechselnde bestimmte Grösse erreicht, so erweist er sich bei vielen Exemplaren als Sporangium oder wenn man will »Prosporangium«. Er wächst an einer Stelle zu einem zarthäutigen stumpf und unregelmässig cylindrischen dicken

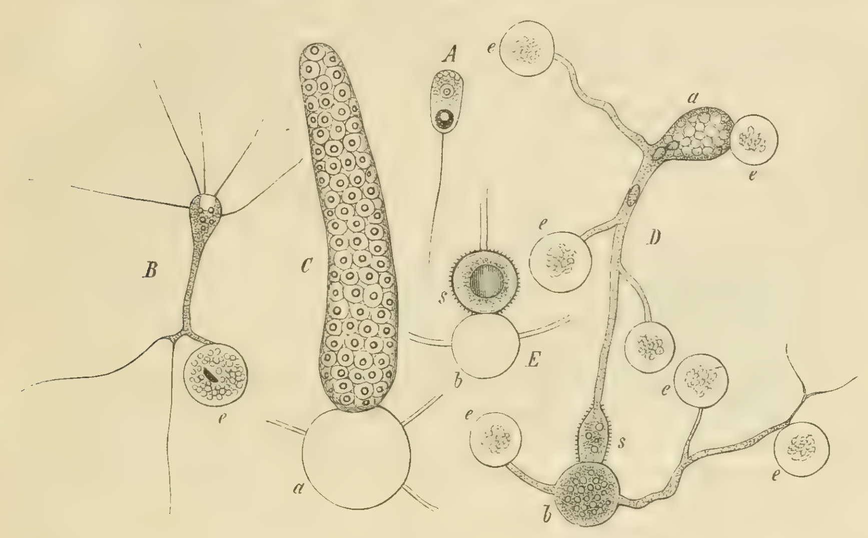


Fig. 75.

Schlauche aus, in welchen alles Protoplasma einwandert, um alsbald in Schwärmsporen aufgetheilt zu werden (*C*). Der beschriebene Entwickelungsprocess **kann** sich durch viele Generationen wiederholen und führt, hinreichende Euglenenmenge vorausgesetzt, zu einer gewaltigen Vermehrung der Individuen. Ist solche eingetreten, so ändern sich die Erscheinungen. Die Pflänzchen bleiben meist kleiner, und werden zu Gameten, indem sie, paarweise copulirend, je eine **Zygospore** bilden, welche als **Dauerspore**

Fig. 75. **Polyphagus Euglenae.** Nach Nowakowski. *A* Schwärmspore, mit »Fettkugel« und Zellkern. *B* junge, aus einer Schwärmspore erwachsene Keimpflanze, mit einem ihrer Rhizoidzweige einer ruhenden Euglena (*e*) angesetzt. *C* Zoosporangium mit eben vollendeter Sporenbildung, der entleerten Mutterblase *a* (Prosporangium), aus welcher es vorgewachsen ist aufsitzend. An dieser drei Rhizoidzweige. *D* Copulation. *a* das aufnehmende, *b* das abgebende Individuum. *s* das zum Anfang der Dauerspore werdende schon angeschwollene Ende des von *a* zu *b* getriebenen copulirenden Schlauches, *e* von den Polyphagi ergriffene Euglenen. *E* ein Theil des Paars *D*, $5\frac{1}{2}$ Stunden später als *D*. *b* und *s* bezeichnen dieselben Theile wie in *D*; *b* entleert, *s* reif. Vergr. von *A* 550, *B*, *D*, *E* 350, *C* etwa 400.

fungirt. Die beiden copulirenden Gameten eines Paares (Fig. 75 *D*) haben zu einander keine bestimmte Lage und Distanz und gleichen in ihrer Gestalt den nicht copulirenden Pflänzchen. Der eine (*b*), welcher nach den zu beschreibenden Vorgängen der abgebende genannt sei, hat in der Regel einen runden, grösseren Körper, und zeigt vor der Berührung mit dem andern, aufnehmenden (*a*) keine sichtbare sonstige Besonderheit. Letzterer bleibt meist kleiner, oft ganz klein. Er treibt Rhizoidzweige und wenn einer von diesen, nach kürzerem oder längerem Wachsthum einen aufnehmenden trifft, setzt er sich als Copulationsschlauch (*s*) mit der Spitze diesem an und nimmt statt weiter in die Länge zu wachsen an Dicke zu. An der Ansatzstelle des Copulationsschlauches tritt alsbald zwischen diesem und dem abgebenden Gameten durch Schwinden der Membran eine offene Communication ein, und nun wandert alsbald das gesammte vereinigte Protoplasma beider Gameten in eine dicht bei der Ansatzstelle entstehende Anschwellung des Copulationsschlauchs, welche sich allmählich zur kugeligen Blase erweitert und nach Aufnahme des Protoplasmas durch eine Membran ringsum abgrenzt zur dickhäutigen Zygospore (*D* und *E*, *s*). Die Aussenwand dieser nimmt blass gelbliche Farbe an und bleibt bei manchen Individuen glatt, bei anderen wird sie mit kurzen Stachelchen bedeckt, deren Bildung schon mit der blasigen Anschwellung des Ansatzstückes beginnt. Der ganze Process der Zygosporenbildung verlief in Nowakowski's Beobachtung von dem Ansetzen des Copulationsschlauchs bis zur Zygosporenreife in etwa 6—7 Stunden.

Selten kommt die Copulation von 2 oder 3 aufnehmenden mit einem abgebenden Gameten und entsprechende Bildung von 2 oder 3 Zygosporen vor. Die Zygospore ist, wie erwähnt, Dauerspore. Nach Vollendung der Ruhezeit keimt sie indem sie wie die nicht copulirenden Pflänzchen wiederum ein Schwärmsporangium austreibt.

Wesentlich characterisirt ist Polyphagus also durch die rhizoidtreibenden Gameten, die Zygosporenbildung und die Entstehung des Schwärmsporangiums resp. der Schwärmer aus diesem. Es ist als möglich anzunehmen, dass diese Schwärmer wiederum direct zu Gameten heranwachsen; thatsächlich sind aber zwischen 2 successiven Gametengenerationen unbestimmt zahlreiche Generationen nicht copulirender Pflänzchen eingeschaltet. Die Gameten eines copulirenden Paares verhalten sich bei der Copulation in der angegebenen Weise ungleich, die Species ist diöcisch. Welcher von beiden copulirenden Gameten männlich, welcher weiblich zu nennen sei ist schwer zu sagen und möge hier nicht weiter discutirt werden. Es liegt hier augenscheinlich ein zwischen der gewöhnlichen Form oogamer sexueller Zeugung und isogamer Copulation intermediärer Fall vor.

Ausser einer zweiten, dem P. Euglenae ganz ähnlichen, Conferva bombycina befallenden Species von Polyphagus, welche Nowakowski P. parasiticus nennt, gibt es eine ganze Reihe von Chytridieen, welche dem Typus des P. Euglenae anzugehören scheinen. Dies gilt zunächst, nach Schröter's kurzer Mittheilung (1882), von dem in Chenopodiaceen endophytischen Physoderma pulposum Wallr., über dessen im Uebrigen höchst eigenthümliche Verhältnisse ausführlichere Darstellungen abzuwarten sind. Sodann aller Wahrscheinlichkeit nach von dem Chaetophora elegans bewohnenden Rhizidium mycophilum ABr., welches sich nach Nowakowski's Darstellung, abgesehen von hier

gleichgültigen Gestaltverschiedenheiten, dem P. Euglenae in allen Hauptpunkten des Baues und der Entwickelung durchaus ähnlich verhält, nur mit der Einschränkung, dass die Genesis seiner (wie bei Polyphagus keimenden) Dauersporen unbekannt ist. Ferner gibt es eine ganze Anzahl als Rhizidium und Rhizophydium (nebst Obelidium Now.) beschriebener, meist in grösseren Algen schmarotzender Formen, welche mit Polyphagus darin übereinstimmen, dass der Körper der keimenden Schwärmspore wiederum Rhizoiden treibt und zu einem Schwärmsporangium heranwächst, und bei welchen man gleichfalls hie und da fertige Dauersporen unbekannter Genesis gefunden hat; auch diese Rhizophydien sind nach den bekannten Daten und vorbehaltlich weiterer Untersuchung hierher zu stellen. Endlich dürfte aber auch eine Anzahl der Algen bewohnenden typischen Euchytridien und Phlyctidien A. Braun's hier anzuschliessen sein, insofern sie ihrem Aufbau nach den obigen gleich und ihre Rhizoiden nur wegen grosser Zartheit von den älteren Beobachtern übersehen worden sind. Wie weit dieses der Fall ist, müssen fernere Untersuchungen entscheiden, welche, wenn mich unvollständige Beobachtungen nicht täuschen, selbst auf die typischsten Euchytridien wie Ch. Olla auszudehnen sein dürften.

Zur Begründung dieses Ausspruchs sei Folgendes mitgetheilt. Ch. Olla A. Br. schmarotzt, wie Braun dargestellt hat, auf den unreifen Oosporen von Oedogonium rivulare und tödtet diese. Wie Kny beschreibt, setzen sich seine Schwärmsporen auf die (schleimerfüllte) Oeffnung des Oogons, treiben von da einen dünnen Rhizoidfortsatz auf die in diesem suspendirte Oospore und bilden dann ihren aussen befindlichen Körper zum Sporangium aus, den Fortsatz zu einem dicken cylindrischen Stiel, mittelst dessen das Sporangium der Oospore aufsitzt, zur Zeit der völligen Ausbildung durch eine Querwand von ihm abgegrenzt. Dass, wie Kny angiebt, der Rhizoidfortsatz, resp. Sporangienstiel aus der Cilie der Schwärmspore hervorgeht, möchte ich bezweifeln, weil solches bei anderen Arten ähnlicher Vegetation nicht der Fall ist, obgleich es täuschend den Anschein haben kann; für Ch. Olla habe ich die Sache nicht untersucht. Das erwachsene Schwärmsporangium hat Eiform und wirft bei Entleerung der Sporen die Scheitelmembran als Deckelchen ab so wie es Fig. 76 *A* und *B* darstellen. Nach den vorhandenen Angaben sitzt der Stiel der Oberfläche der befallenen Oospore nur mit stumpfem Ende fest auf. Bei Isolirungsversuchen aber sah ich dieses oft in ein Spitzchen vorgezogen, welches die Mem-

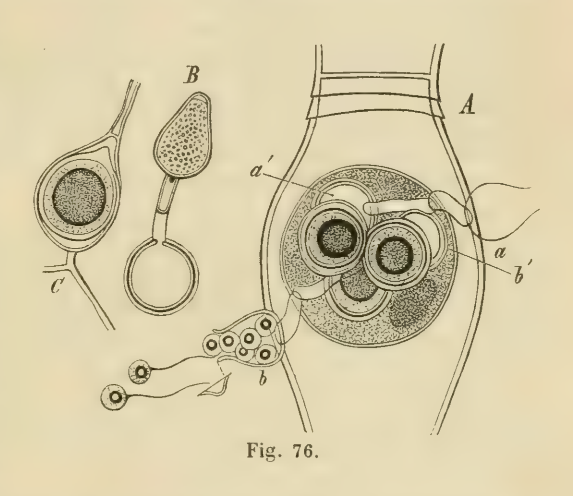


Fig. 76.

Fig. 76. Chytridium Olla A. Br. (?) *A* Oogonium des Oedogonium rivulare mit einer im unreifen Zustand von dem Parasiten getödteten Oospore. Diese enthält mehrere im October gereifte Dauersporen des Chytridium, von denen drei sichtbare noch unverändert, zwei gekeimt sind. Wie bei Drehung des Präparates absolut klar wurde, war das entleerte Sporangium *a* aus der Dauerspore *a'*, aus *b'* das in Entleerung begriffene Sporangium *b* erwachsen, neben dessen Mündung der abgestossene Deckel und zwei Zoosporen liegen. *B* isolirt gezeichnete gekeimte Dauerspore mit noch ungetheiltem Sporangium von einem andern Präparat. *C* Dauerspore in ihrem Behälter, mit anhängenden Fadenästen an denen letzterer entstanden ist, aus einer todten Ooospore wie sie *A* zeigt herauspräparirt. *A*, *B* 375mal, *C* 600mal vergr.

bran der Oospore zu durchbrechen schien, ins Innere dieser aber nicht verfolgt werden konnte. Das Material war, als die Untersuchung vorgenommen wurde, schon sehr alt, die an den Oogonien sitzenden Sporangien der Parasiten entleert, es konnten daher sehr wohl ins Innere der Oospore eingedrungene Rhizoidfortsätze des Stiels früher vorhanden gewesen und zur Zeit der Untersuchung in dem zersetzten Oosporeninhalt zu Grunde gegangen sein. In älteren von dem Ch. Olla befallenen Culturen des Oedogonium findet man nun, oft sehr reichlich jung — noch dünnhäutig — getödtete Oosporen der Alge, welche innerhalb ihres zersetzten Inhalts farblose glänzende runde Körper meist in Mehrzahl enthalten. Genauer betrachtet (Fig. 76 *A*) und freipräparirt (*C*) erweisen sich diese Körper als derbhäutige kugelige Zellen, welche innerhalb feinkörnigen Protoplasmas eine dicke, stark lichtbrechende centrale »Fettkugel« enthalten und eng eingeschlossen sind in einen blasigen Behälter, der sich als intercalares Glied sehr dünner ästiger Fäden erweist (*C*).

Die kugeligen fettreichen Zellen sind Chytridium-Dauersporen. Nach längerer (in den beobachteten Fällen etwa viermonatlicher) Ruhezeit keimen sie, indem sie einen cylindrischen Keimschlauch treiben, welcher auf dem kürzesten Wege ins Freie wächst, die Membranen der Oospore und des Oogoniums durchbohrend. Sein auf die Aussenseite des letzteren getretenes Ende schwillt dann zum eiförmigen Sporangium an, welches dem für Ch. Olla beschriebenen in jeder Hinsicht gleich ist. Es wird ausgebildet auf Kosten des Dauersporen-Protoplasmas, welches nach Zerfall der Fettkugel durch den Keimschlauch in das Sporangium einwandert; vordem die Wanderung beendigt ist wird ohngefähr in der Mitte des Schlauches eine Querwand gebildet, und das erwachsene Sporangium ebenfalls durch eine Querwand von dem Schlauche abgegrenzt. Vgl. Fig. 76 *A* u. *B*.

Soweit geht die Beobachtung. Die Lücken derselben sind im Einzelnen von selbst ersichtlich; allgemein bezeichnet bestehen sie darin, dass die Copulations- und Befruchtungsfrage unentschieden bleibt, und die Entwickelungscontinuität zwischen der keimenden Schwärmspore und den Fäden welche die Dauersporen bilden nicht genügend festgestellt ist. Auf letztern Defect würde bei der völligen Gleichheit der aus Schwärmsporen des Ch. Olla und aus den Dauersporen erwachsenen Sporangien allerdings sehr wenig Gewicht zu legen sein, wenn nicht in den untersuchten Culturen noch eine, der Sporangienbildung nach dem Ch. Olla wenigstens ähnliche Rhizidium-Form vorhanden gewesen wäre. Die Sporangien dieser sind allerdings nicht wie die des Ch. Olla den aus den Dauersporen erwachsenen gleich, immerhin aber ähnlich genug, um in der Beurtheilung der gefundenen Thatsachen einstweilen Vorsicht zu gebieten.

Schliesslich sei an dieser Stelle nochmals auf das S. 168 erwähnte Zygochytrium hingewiesen.

2. Cladochytrien. Ein zartes, den Rhizoiden der Rhizidien ähnliches, reich verzweigtes und weithin kriechendes Mycelium bildet an seinen Verzweigungen zahlreiche Sporangien, theils terminal theils intercalar, und aus den keimenden Schwärmsporen erwächst wieder ein dem mütterlichen gleiches Mycelium. Die Sporangien mancher Species sind nur in Form von Dauerzellen bekannt.

Diejenigen Formen der Gruppe, welche Nowakowski zuerst unterschieden hat, bewohnen faulende Gewebe von Sumpfpflanzen und die Gallerte von Chaetophora. An ihnen ist der beschriebene Gang von der Keimung der Schwärmspore bis zur Erzeugung der nächsten Sporangiengeneration direct beobachtet. Die Sporangien dieser Formen entwickeln sich an dem vegetirenden Mycel reichlich und gehen ohne Ruhezustand direct in Sporenbildung über.

Eine zweite Reihe von Formen bewohnt als intracellulare Parasiten das lebende, sonst gesunde Laub ebenfalls von Sumpfpflanzen, zum Theil derselben wie die erstgenannten, an demselben braune Flecke oder Pusteln bildend, von Zelle zu Zelle sich verbreitend und in jeder oft viele Sporangien erzeugend, nicht auf die Aussenfläche der Pflanze hervortretend. So die Form welche als Protomyces Menyanthis beschrieben ist,

und eine andere, vorläufig Cl. Iridis zu nennende. Die Sporangien dieser bilden sich sämmtlich, während das Mycelium verschwindet, zu derb- oft braunwandigen (ovalen) Dauerzellen aus (Fig. 77), welche, soweit bekannt, erst nach Ueberwinterung keimen indem sie Schwärmsporen bilden. Dies wurde von Göbel (nach mündlicher Mittheilung) für Cl. Menyanthis, von mir für Cl. Iridis beobachtet; die Keimung der Schwärmsporen noch nicht.

Man könnte nach dem Vorkommen in dem Gewebe der gleichen Pflanze (z. B. Iris Pseudacorus) vermuthen, dass Formen der ersten Reihe zu denselben Species gehörten wie solche der zweiten, Dauerzellen bildenden, doch liegt hierfür keine Thatsache vor, und dagegen spricht die Beobachtung, dass sehr zahlreiche Schärmsporen des C. Iridis auch auf todtem Gewebe der Iris Pseudacorus nicht keimen wollten. Sie scheinen zur Weiterentwickelung auf lebende Zellen angewiesen zu sein, in welche ich sie aber auch nicht eindringen sehen konnte.

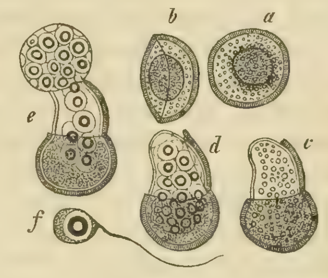


Fig. 77.

Von einer Copulation oder sexualen Organen ist nichts beobachtet. Bei der Bildung der intercalaren Sporangien und Dauerzellen sieht man oft, dass erst eine intercalare Anschwellung eines Mycelastes entsteht, sich dann durch eine Querwand in zwei Hälften theilt, und von diesen die eine zum Sporangium anschwillt, die andere nicht wächst und ihr Protoplasma verliert. Dass dieses aber etwa, wie man vermuthen könnte zu der anschwellenden Hälfte überträte, davon ist nichts zu sehen, es scheint vielmehr in das fortwachsende Mycelium einzuwandern; und andererseits wird die erste Anschwellung oft ganz, ohne vorherige Quertheilung, zum Sporangium resp. zur Dauerzelle.

Von einer Copulation der Schwärmsporen, an welche man nach Analogien denken könnte war ebenfalls nichts zu sehen.

Nach der intercellularen Entwickelung und dem Bau ihrer Dauersporen in den inneren Parenchymschichten des Laubes sind dem Cl. Menyanthis und Iridis sehr ähnlich die Formen welche Wallroth Physoderma maculare (auf Alisma graminifolium), Fuckel Ph. Heleocharidis, und Schröter (1882) Ph. Butomi und Ph. vagans genannt haben, letzteres verschiedenartige Phanerogamen, wie Potentilla anserina, Ranunculus Flammula u. a. bewohnend. Nach Schröter entbehren diese Formen aber des Myceliums, die einzelne Dauerspore soll sich ähnlich wie bei Synchytrium entwickeln. Wie ihre Anfänge ins Innere der Zellen gelangen wird nicht angegeben.

§ 49. 3. Olpidien. Eine vollständige Entwickelungsgeschichte hat A. Fischer für Olpidiopsis Saprolegniae und O. fusiformis Cornu geliefert. Erstere bewohnt die durch ihren Einfluss bauchig anschwellenden Schläuche von Saprolegnien und besteht im erwachsenen Zustande aus einer ovalen oder runden, jeglicher Rhizoid- oder Mycelbildung entbehrenden Zelle, welche schliesslich zum Sporangium wird und die Zoosporen durch einen bis meh-

Fig. 77. Cladochytrium Iridis. *a* braunhäutige Dauerspore von der Breitseite gesehen, *b* dieselbe um 90⁰ gedreht. In der Mitte eine grosse fettreiche Kugel. *c*—*e* successive Keimungsstadien eines Exemplars; die Innenzelle, nach deckelartiger Oeffnung der braunen Aussenhaut, zum schlauchförmigen Schwärmsporenbehälter entwickelt. *d* Bildung der Sporen vollendet, *e* Austritt derselben. *f* einzelne Schwärmspore. *a*—*e* 375 mal, *f* 600 mal vergr.

rere, die Wand des Saprolegniaschlauches durchbohrende cylindrische Hälse entlässt. Jedes Sporangium entsteht aus einer Schwärmspore, die sich in den jugendlichen Saprolegniaschlauch einbohrt, in amöboider Form in dem Protoplasma dieses und auf Kosten desselben wächst, und schliesslich, nach 3 bis 5 Tagen eine Membran abscheidet und hiermit zum Sporangium wird. Die Sporangien treten in zweierlei Form auf: als glatthäutige, welche nach Vollendung des Wachsthums sofort Schwärmer bilden oder aber absterben; und als Stachelsporangien, mit fein stachliger Membranoberfläche, dichtem Protoplasma, ebenfalls fähig sofort Schwärmer zu bilden, aber auch, als Dauerzellen, in mindestens mehrwöchentlichen Ruhezustand einzutreten, der dann ebenfalls mit Schwärmerbildung endigt. Die Sporen aus beiden Formen sind nach Entstehung und Bau gleich. Aber aus den in den glatten entstandenen entwickeln sich meist stachelige und umgekehrt; unter ungünstigen Vegetationsbedingungen herrscht die Bildung der stacheligen vor. Wie schon kurz erwähnt entsteht jedes glatte und jedes stachelige Sporangium direct aus einer Schwärmspore. Gegentheilige frühere Angaben oder Vermuthungen haben sich bei directer vollständiger Beobachtung nicht bestätigt. O. fusiformis, welche in Achlya-Arten lebt, stimmt nach A. Fischer in allen Entwickelungserscheinungen mit O. Saprolegniae überein.

Nach den beobachteten Erscheinungen, insonderheit den absolut rhizoidlosen Sporangien und diese in manchen Fällen begleitenden, auch stachelhäutigen Dauerzellen sind an das beschriebene Beispiel als nah verwandte Formen wohl anzuschliessen nicht nur andere von Cornu zu Olpidiopsis gestellte Saprolegnieen-Parasiten, sondern überhaupt wohl A. Braun's Olpidien und andere rhizoidlose Formen. Es ist überhaupt nicht recht einzusehen, warum Cornu Olpidiopsis von Olpidium trennt. Die Formen auf welche eben hingedeutet wurde sind jedoch unvollständig bekannt und bedürfen fernerer Untersuchung.

§ 50. 4. Die Gruppe der Synchytrien ist ausgezeichnet durch den Mangel jeglicher Rhizoidbildung und dadurch, dass eine aus einer Schwärmspore erwachsene Initialzelle durch simultane Theilung in einen Haufen, Sorus polyedrischer, Schwärmsporen bildender Sporangienzellen zerfällt. Die Zahl der Sporangien eines Sorus kann 2 bis über 100 betragen.

Die hierher gehörigen typischen Formen wohnen als gallenbildende Parasiten in blasig anschwellenden Epidermiszellen phanerogamer Landpflanzen; die bei Wasserzutritt reifenden Sporangien oder keimenden Dauerzellen sprengen die umschliessende Zellmembran zur Entleerung der Sporen oder Sori, wenn sie nicht schon vorher durch Verwesung ihrer Umgebung befreit worden waren.

Nach dem speciellen Entwickelungsgange sind zwei Untergruppen zu unterscheiden: Eusynchytrium und Pycnochytrium (letzteres = Chrysochytrium und Leucochytrium Schröter). Pycnochytrium hat den einfachern Gang. Aus den in die junge Wirthzelle eingedrungenen Schwärmsporen entwickeln sich gewaltig grosse und dickwandige Dauerzellen, gewöhnlich eine in jeder Wirthzelle. Nach längerem, gewöhnlich etwa ein Jahr dauernden Ruhezustand keimt die Dauerspore wie Fig. 78 darstellt, indem ihr farbloses Endospor an

einer kleinen Stelle die Episporschichten durchbricht in Form einer schmalen Papille, welche dann langsam heranwächst zur kugeligen, dem Epispor aussen aufsitzenden Blase, unter Einwanderung des ganzen fettreichen Protoplasmakörpers der Dauerzelle (*a*—*c*). Indem dieses allmählich gleichmässig feinkörnig wird tritt seine Theilung in zahlreiche, den Sorus bildende Sporangien ein (*c*, *d*). Die aus diesen befreiten Schwärmer (*g*) werden, wenn sie einen Wirth finden, wieder zur Dauerzelle. Hierher z. B. S. Mercurialis, Anemones u. a. m. Der Entwickelungsgang der Eusyntrychien ist von dem beschriebenen dadurch verschieden, dass zwischen je zwei successiven (überwinternden) Generationen von Dauerzellen unbegrenzt zahlreiche Generationen von Sori eingeschoben sein können und thatsächlich sind, welche ohne Ruhezustand aus Schwärmsporen entstehen und solche wiederum bilden. Die in die schwellende Wirthzelle eingedrungene Spore wächst zur dünnwandigen Initialzelle heran und diese theilt sich wenn sie eine bestimmte Ausbildung erreicht hat sofort in die Glieder des Sorus. Nach einer Anzahl solcher Generationen, vielleicht theilweise in Folge äusserer Ursachen, beginnt wieder die Bildung der Dauerzellen. Diese selbst verhalten sich bei der Keimung verschieden, insofern als sie bei den einen Arten Sori bilden wie die der Pycnochytrien, z. B. S. Stellariae (Fig. 78), S. Oenotherae, bei anderen (S. Taraxaci) ohne Sorusbildung direct zu einem Sporangium werden.

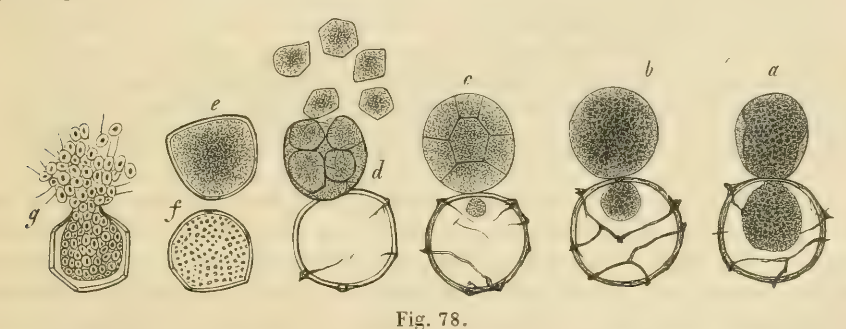


Fig. 78.

Der Unterschied der Synchytrien von der Olpidiumgruppe liegt, wie ersichtlich, in der Sorusbildung. Formen wie S. Taraxaci mit ungetheilt zu Sporangien werdenden Dauerzellen vermitteln einigermaassen den Uebergang. Copulationen oder sexuelle Processe sind hier ebensowenig beobachtet wie dort. Aus den vorliegenden Thatsachen ist nur zu entnehmen, dass aus einer Schwärmspore direct ein Sorus resp. eine Dauerzelle erwächst. Auf Grund der an isogamen Algen und Protomyces gemachten Erfahrungen habe ich bei S. aureum und S. Stellariae aufmerksam gesucht nach Copulationen der frei gewordenen Schwärmer, solche aber hier ebensowenig gefunden wie bei Cladochytrium — und zwar weder zwischen den Sporen eines noch zwischen denen verschiedener, sei

Fig. 78. Synchytrium Stellariae Schröt. Aus Stellaria media. *a*—*d* Keimung der nach trockener Ueberwinterung in Wasser gebrachten Dauerzelle. *a*—*c* successive Zustände desselben Exemplars, *b* 4 Stunden später als *a*, *c* 7 Tage später, seit 5 Tagen in die Zellen des Sorus getheilt. *d* fertiger Sorus, die fertigen Sporangien auseinander fallend. Vergr. 145. *e*—*g* Einzelsporangium im Wasser liegend, 375mal vergr.. *e* direct aus dem Sorus entnommen. *f* dasselbe, 2 Stunden später, kurz vor der Sporenbildung, die Fettkügelchen gleichmässig vertheilt. *g* weitere 45 Minuten später: Austritt der Schwärmer.

es aus demselben, sei es aus verschiedenen Soris stammender Sporangien. Die gelegentlich vorkommenden abnorm grossen mit zwei oder mehr Fettkugeln und Cilien versehenen Schwärmer sind Monstra und keine Copulationsproducte. Die Möglichkeit einer Copulation ist durch diese negativen Resultate nicht ausgeschlossen. Dieselbe könnte ja noch eintreten wenn mehr als ein Schwärmer in die Wirthzelle eingedrungen ist, im Innern dieser. Cornu ist geneigt letzteres anzunehmen für die Bildung der Dauersporen von Synchytrium, er bringt aber dafür keine entscheidenden Beobachtungen bei, sondern nur eine willkürliche Zusammenstellung nebeneinander gefundener Zustände von S. Stellariae. Die Einwendungen gegen dieselbe liegen zu sehr auf der Hand um hier specificirt werden zu müssen. Directe Beobachtung der Entwickelung ist hier unerlässlich; sie ist nicht leicht auszuführen wird aber doch auch nicht zu den Unmöglichkeiten gehören. Sie wäre aber nicht auf die Entstehung der Dauerzellen einzuschränken sondern auch eventuell auf jene der Sorusinitialen auszudehnen, denn es ist kein Grund ersichtlich warum diese ohne und jene mit Copulation entstehen. Sie wäre ferner auf mehr als eine Species auszudehnen, denn was für eine gilt braucht nicht auch für die anderen zu gelten, das zeigen die Oogonien und Antheridien der Saprolegnieen. Wollte man aus Einzeldaten für die Entstehung von Sori durch Copulation Argumente entnehmen, so könnten diese in der von Schröter zuerst gesehenen Thatsache gefunden werden, dass bei S. Succisae und S. Stellariae jedem erwachsenen Sorus, innerhalb der angeschwollenen Wirthzelle, eine leere, weite, bräunliche Zellenmembran an einer Seite anhaftet. Schröter erklärt diese Erscheinung allerdings wohl mit Recht anders, nämlich durch die Annahme, dass kurz vor Bildung des Sorus Austritt einer das Protoplasma aufnehmenden Blase aus der ursprünglichen Membran der Initialzelle stattfindet, wie bei der Keimung der Dauerzellen von Pycnochytrium; direct beobachtet ist dies jedoch auch nicht.

In dem Entwickelungsgange zeigen mit den Synchytrien grosse Uebereinstimmung die Genera Woronina und auch Rozella Cornu; in der äusseren Erscheinung sind sie allerdings, als Bewohner von Saprolegnieen, von jenen Phanerogamenbewohnern verschieden genug. A. Fischer's vollständige Untersuchungen haben nun für diese Genera mit Bestimmtheit den Mangel von Copulation oder Sexualität ergeben. Für die Details dieser Formen sei hier auf Cornu und A. Fischer verwiesen. Die höchst eigenthümliche Lebensweise wird noch im III. Abschnitt zu besprechen sein.

§ 51. Vergleicht man die Entwickelungsthatsachen der vier Gruppen mit den von anderen Pilzen bekannten, so liegen die nächsten Anhaltspunkte hierfür in der ersten. Polyphagus liesse sich den Mucorinen direct an die Seite stellen, als sehr kleine, und der submersen Lebensweise durch Schwärmerbildung angepasste Form; noch vollständiger würde dieser Anschluss vermittelt durch Zygochytrium; wenn sich Sorokins Angaben (vgl. S. 168) bestätigen kann dieses mit demselben Rechte bei den Mucorinen wie bei Polyphagus stehen. Die Homologien sind durch die angewendete Terminologie hinreichend hervorgehoben. Auch nach den Ancylisteen (S. 150) bestehen von selbst einleuchtende Anschlussbeziehungen. Von den übrigen Gruppen dürfte zunächst die der Cladochytrien jener der Rhizidien sich anreihen, auch wenn in ihr die sexuellen Processe wirklich, nicht nur nach derzeitiger unvollständiger Kenntniss, fehlen. Möglicher Weise kann sich letzteres ja auch herausstellen für Angehörige der Rhizidiengruppe selbst. — Die beiden anderen Gruppen kann man, unter der gleichen derzeit nothwendigen Voraussetzung, den Rhizidien als nahe Verwandte zur Seite stellen, wenn man sie als Formen betrachtet, denen die Rhizoid- oder Mycelbildung in Folge besonderer, intimer parasitischer Anpassung abgeht, etwa verloren gegangen ist; und zwar stehen jenen dann zunächst die Olpidien sehr nahe, der Anschluss der Synchytrien an letztere hat keine Schwierigkeit. Nach dieser Anschauungsweise würde

die ganze Abtheilung der Chytridieen als ein, dem submersen Parasitismus entsprechend successive vereinfachter Seitenzweig, sei es der Mucorinen, sei es der Ancylisteen anzusehen sein, welcher seine eigenartigste, von letzteren Abtheilungen am meisten abweichende Ausbildung in den Synchytrien, Woronina und Rozella erhalten hat.

Auf der anderen Seite ist die Aehnlichkeit der einfachen rhizoidlosen Chytridieen mit »einzelligen« Algen, speciell Protococcaceen, Characium, Chlorochytrium u. s. w. [1]) von jeher hervorgehoben worden. Es ist allerdings fraglich, ob diese Aehnlichkeit der Ausdruck phylogenetischer naher Verwandtschaft, oder nur analoger Anpassungen ist; denn abgesehen von Chlorophyllgehalt ist die bei letzteren Formen herrschende Schwärmercopulation eine Erscheinung, welche sie derzeit von den Chytridieen trennt. Immerhin ist erstere Ansicht nicht ganz abweisbar; weiss man doch, wie oben gesagt ist, nicht einmal sicher, ob nicht bei den Chytridieen der Schwärmercopulation wenigstens sehr nahestehende Erscheinungen vorkommen, nämlich die vermuthete Copulation der in Wirthzellen eingedrungenen aus Schwärmern eben enstandenen jungen Pflänzchen. Sind aber die einfachen Chytridieen mit Protococcaceen wirklich verwandt, und bilden sie mit den sämmtlichen Uebrigen eine natürliche Verwandtschaftsreihe, so würde diese, an die Protococcaceen anschliessend, zu Polyphagus und den Ancylisteen und Mucorinen aufsteigen.

Allen diesen Betrachtungen liegt die Voraussetzung zu Grunde, dass die vier unterschiedenen Gruppen der Chytridieen wirklich eine einzige Verwandtschaftsreihe bilden. Diese Voraussetzung ist üblich und statthaft, aber nicht nothwendig. Es könnten ebensogut zwei, selbst mehr als zwei verwandtschaftlich getrennte, nur nach gewissen Anpassungsähnlichkeiten zusammengehörige Reihen vorliegen: einerseits die mycelfreien Olpidien und Synchytrien, andererseits die Rhizidien nebst Cladochytrium. Letztere könnten dann den Mucorinen oder Ancylisteen anzuschliessen und von ihnen phylogenetisch abzuleiten sein; jene von anderen Formen, z. B. den Protococcaceen. Zu einer sicheren Entscheidung können diese Betrachtungen und Fragen derzeit nicht führen; sie mögen vielmehr nur die Richtung für fernere Untersuchungen bezeichnen.

§ 52. Zweifelhafte Chytridieen. 1. Mit dem erwähnten Zygochytrium beschreibt Sorokin [2]) ein Tetrachytrium triceps, welches in jedem Sporangium 4 Schwärmer bildet, die nach ihrem Austritte paarweise copuliren und sich dann abrunden und keimen. Vor der Copulation sind sie denen der Chytridien gleich. Nicht copulirte sind keimungsunfähig. Aus der Keimung erwächst wiederum ein sporangientragendes Pflänzchen, und zwar sitzt dieses mit kurzem Rhizoidfortsatz dem Substrat (im Wasser faulenden Pflanzentheilen) an und besteht aus einer schlauchförmigen, in 4 Gabelzweige getheilten Zelle, von denen drei in ein Sporangium endigen, der vierte steril und von der Gestalt eines kurzen hornförmigen Fortsatzes ist.

---

1) Vgl. Klebs, Botan. Zeitg. 1881, p. 249 ff.
2) Bot. Zeitg. 1874, p. 308.

2. Derselbe Autor[1]) fand auf submersem faulem Holz in Venedig eine Hapalocystis mirabilis, bestehend aus einer birnförmigen, etwa 110 μ grossen Zelle, deren Protoplasma durch successive Zweitheilung in 32 Theile zerfällt, die sich abrunden und nach drehender Bewegung innerhalb der Mutterzelle paarweise copuliren. Dann treten die Copulationsproducte aus der mit Deckel geöffneten Muttermembran, als mit 2 Cilien versehene Schwärmer, welche nach etwa 1/4 Stunde zu Ruhe kommen und wiederum zu einer der mütterlichen gleichen Zelle heranwachsen. — Die Bestätigung dieser beiden merkwürdigen Angaben bleibt abzuwarten. Sind sie richtig, so handelt es sich hier um Organismen, welche sich schwerlich den Chytridieen, wohl aber den Protococcaceen verwandtschaftlich anschliessen.

Es gibt — wahrscheinlich noch viele — Formen, welche mit Chytridieen habituelle Aehnlichkeit haben, aber theils noch sehr wenig genau bekannt, theils nach bekannten Erscheinungen von den Chytridieen zwar sicher verschieden, anderswo aber derzeit nicht unterzubringen sind. Es kann zwar hier nicht ein näheres Eingehen auf diese Formen beabsichtigt, aber doch ein kurzer Hinweis auf Beschreibungen derselben gegeben werden in den Citaten: Amoebidium parasiticum: Schenk, Algolog. Mittheilungen. l. c. Cienkowski, Bot. Zeitung 1861, p. 169.

Litteratur der Chytridieen.

A. Braun, Ueber Chytridium, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewächse. Monatsber. d. Berlin. Acad. Juni 1855 und Abhandl. derselben Acad. 1855, p. 21 ff., Taf. 1—5.

——, Ueber einige neue Arten v. Chytridium u. die damit verwandte Gattung Rhizidium. Monatsber. d. Berlin. Acad. 1. Dcbr. 1856.

F. Cohn, Ueber Chytridium. N. Act. Leop. Carolin. Vol. 24, P. 1, p. 142.

Bail, Chytrid. Euglenae, Chytrid. Hydrodictyi. Bot. Zeitg. 1855, p. 678.

Cienkowski, Rhizidium Confervae glomeratae. Ibid. 1857, p. 233.

A. Schenk, Algolog. Mittheilungen. Verhandl. d. Physic. Med. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. VIII. — Id., Ueber d. Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche, Würzburg 1858. (Rhizophydium).

A. de Bary u. M. Woronin, Beitr. z. Kenntniss d. Chytridieen. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. III (1863) u. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. III. (Synchytrium).

de Bary, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze I, Abhandl. d. Senckenberg. Gesellsch. Frankf. 1864. (Cladochytrium Menyanthis).

Woronin, Entwickelungsgesch. v. Synchytrium Mercurialis. Bot. Zeitg. 1868, p. 81.

Kny, Entwickelung v. Chytrid. Olla. Sitzungsber. d. Berliner Naturf. Freunde. Vgl. Bot. Zeitg. 1871, p. 870.

M. Cornu, Chytridinées parasites des Saprolegniées. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. XV. p. 112 (1872). (Olpidiopsis, Rozella, Woronina und viele Einzelheiten über andere.

J. Schröter, Die Pflanzenparasiten aus der Gattung Synchytrium. Cohn's Beitr. z. Biolog. I., 1. (1875).

L. Nowakowski, Beitr. z. Kenntniss d. Chytridiaceen. Ibid. II, p. 73, 1876. (Chytridium, Obelidium, Rhizidium, Cladochytrium).

——, Polyphagus Euglenae. Ibid. II, p. 201.

——, Ueber Polyphagus. Polnisch. Abhandl. d. Krakauer Acad. 1878.

1) Nach Just's Jahresbericht, 1875, p. 190.

Woronin, Chytridium Brassicae. Pringsh. Jahrb. Bd. XI, 557. (1878).
A. Fischer, Ueber d. Stachelkugeln in Saprolegniaschläuchen (Olpidiopsis). Bot. Zeitg. 1880.
——, Unters. über die Parasiten der Saprolegnieen. Habilitationsschrift. Berlin 1882, u. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV.
Schröter, Ueber Physoderma. Berichte d. Schlesischen Gesellschaft, 1882.

Protomyces und die Ustilagineen.

§ 53. Protomyces macrosporus (Fig. 79) ist ein in Umbelliferen, zumal Aegopodium intercellular lebender Parasit mit fadenförmigem verzweigtem, querwandigem Mycelium, welches zahlreiche intercalare Dauersporen bildet und dann abstirbt. Letztere werden bis über 60 μ gross, unregelmässig oval, mit dichtem fettreichem Protoplasma erfüllt und mit sehr dicker vielschichtiger Cellulosemembran versehen. Sie keimen nach Ueberwinterung wenn sie durch Verwesung des Umbelliferenkrautes frei geworden in Wasser kommen. Die Keimung besteht darin, dass das Endosporium mit dem feinkörnig gewordenen Protoplasma zur kugeligen Blase anschwillt, die dicken Episporschichten sprengend ins Freie tritt und nun zum Sporangium wird.



Fig. 79.

In der § 19 beschriebenen Weise werden in jedem sehr viele stabförmige, nur etwa 2,2 μ lange Sporen gebildet und ejaculirt. Dieselben sind zartwandig, ohne selbständige Bewegung, zeigen jedoch, in Folge der Flüssigkeitsströmungen leichte Schwankungen und werden hierdurch, soweit dies nicht schon mit der Ejaculation selbst geschah, einander genähert um dann durch feine Fortsätze paarweise, meist in Form eines H zu copuliren. Einige Stunden nach der Ejaculation findet man fast nur solche Paare; und zwar die

Fig. 79. Protomyces macrosporus Unger. *a* reife, im Ruhezustand befindliche Dauerspore mit den Resten der dieselbe tragenden Hyphe. *b* Weiterentwickelung bei Cultur in Wasser: der anschwellende, von der innersten Membranschicht umschlossene Protoplasmakörper (Innenzelle) aus den aufgerissenen äusseren Membranschichten ausschlüpfend. *c—e* Sporenentwickelung in der ausgeschlüpften Innenzelle (Sporangium). *c* Protoplasma wandständig; *d* in die Sporen getheilt. In *e* die Sporen zusammengeballt und von der bleibenden protoplasmatischen Wandbekleidung getrennt. Vgr. 390.

beiden Hälften eines jeden in offener Communication, meist auch auf etwas grösseres Volumen als das ursprüngliche angeschwollen. Unter bestimmten, später (§ 96) zu besprechenden Bedingungen vermag jede solche Doppelspore zu keimen, indem eine der Hälften einen Schlauch treibt, welcher das ganze Protoplasma des Paares aufnimmt und in die geeignete Wirthpflanze eindringt um hier sofort zu einem neuen, dauersporenbildenden Mycel heranzuwachsen. Weitere Entwickelungszustände sind nicht bekannt.

Der genannte Pilz steht mit diesem eigenthümlichen einfachen Entwickelungsgang derzeit vereinzelt da. Von einer wahrscheinlich gleiche Entwickelung zeigenden auf Cichoriaceen wachsenden zweiten Form, P. pachydermus Thümen (Vgl. Hedwigia 1874, auch 1878 p. 124), kennt man bis jetzt nur die Dauersporen.

§ 54. Die Ustilagineen sind in phanerogamen Pflanzen endophytische Parasiten. Ihr meist intercellular verlaufendes Mycelium besteht aus zarten, dünnen relativ langgliedrigen Hyphen. Bei manchen Arten bildet es ins Innere der Wirthzellen eindringende, büschelig-kraus verästelte Haustorialzweige (vgl. S. 21). In oder auf der Wirthpflanze findet die Bildung der Dauersporen, kurz Sporen, statt; und zwar entweder (Entyloma) in allen Regionen der Mycelfäden selbst, oder aber in besonderen, von den ursprünglichen verschiedenen Zweigen. Diese sporenbildenden oder Fruchtzweige des Pilzes, welche zur Sporenbildung verbraucht werden, sind sehr reich verästelt und meist in überaus grosser Zahl zu dichten Massen verflochten, welche in bestimmter Form bestimmte Orte einnehmen: meist im Inneren der befallenen Pflanzen, zumal oft der Blüthen- und Fruchttheile oder krankhaften Anschwellungen derselben, wo sie dann das Gewebe grösstentheils zerstören und verbrauchen; seltener (z. B. Sorosporium Saponariae, Ustilago Tragopogonis, U. hypodytes) auf die Oberfläche des befallenen Theiles tretend und diese dicht überziehend. Man kann daher in solchen Fällen von sporenbildenden Körpern, Fruchtkörpern im Sinne des § 12 reden. Die genannten Entylomen repräsentiren dagegen einfache Hyphomycetenform, und andere, zumal blattbewohnende Arten (Tilletia-, Urocystis-Spec.) stellen Intermediärformen zwischen den Extremen dar.

Allerdings entbehren jene Fruchtkörper meist einer selbständigen Gestalt, insofern als sie nur Hohlräume in der befallenen Pflanze ausfüllen — Hohlräume welche aber dem Pilze selbst Vorhandensein und eigenartige Gestaltung verdanken; oder insofern sie als flache Lager etwa wie eine Thelephoree, die angegebenen Oberflächen überziehen. Doch geben sich auch von diesen Körpern sehr viele als nach einheitlichem Gesammtplane wachsende dadurch zu erkennen, dass bei ihnen das Wachsthum durch Neubildung sporenbildender Zweiggeflechte an bestimmten Orten — bei den oberflächlichen Lagern z. B. auf ihrer ganzen basalen Fläche — eine Zeit lang andauert und mit der Entfernung von diesen Orten erlischt, resp. in die Sporenbildung und Sporenreifung übergeht.

Die meisten derartigen Körper bestehen nur aus sporenbildenden Hyphen, diese werden nach und nach für die Sporenbildung aufgebraucht, so dass bei völliger Reife nur noch die angehäuften Sporen übrig sind. Es gibt

aber auch Species, deren Fruchtkörper ausser den Sporen andere, diese begleitende oder umhüllende Organe bilden. Eine rudimentäre Andeutung hiervon sind vielleicht die noch näher zu untersuchenden wasserhellen Blasen, welche schon Meyen bei Ustilago longissima zwischen den Sporen gefunden hat; ferner zum Theil wenigstens die ebenfalls noch unklaren Fäden in den Sporenmassen von U. olivacea. Cornu's Doassansia, eine in Wasserpflanzen schmarotzende, nach Sporenbau und Keimung Entyloma nahestehende Ustilaginee bildet ihre Sporen innerhalb eines runden geschlossenen Behälters, dessen Wand aus einer dichten Pallisadenschichte dem Pilze angehöriger Zellen besteht. Ustilago Hydropiperis hat einen reich und scharf differenzirten Sporenbehälter und verdient wohl nach diesem als besondere Gattung unterschieden zu werden, die Sphacelotheca heissen mag. Die reichste Differenzirung des Fruchtkörpers würde endlich, nach den Untersuchungen von Ed. Fischer, die Gattung Graphiola zeigen, wenn dieselbe, was fernere Erfahrungen lehren werden, wirklich den Ustilagineen sich anschliesst.

Die Fruchtkörper der Ustilagineen verdienen, wie aus dem Angedeuteten ersichtlich ist, genauerer Beachtung als ihnen seit Tulasne's erster Arbeit darüber zu Theil geworden ist. Cornu's Untersuchung über Doassansia ist mir nur aus vorläufiger und privater Mittheilung bekannt, ihre baldige ausführliche Mittheilung zu erwarten. Für E. Fischer's Untersuchungen über Graphiola sei auf die Originalarbeit verwiesen. Als Beispiel für einen reich gegliederten Körper sei hier, nach alten und wohl mancher Ergänzung bedürftigen Untersuchungen vom Jahre 1854, die erwähnte Sphacelotheca aus den Blüthen von Polygonum Hydropiper beschrieben. Vgl. Fig. 80.

Dieser Pilz bildet seine Fruchtkörper in der Samenknospe der Nährpflanze. Nachdem sich jene in der jungen Blüthe normal und vollständig ausgebildet hat, dringen die Hyphen des Parasiten, jedenfalls durch den Blüthenstiel in die Insertionsstelle des Fruchtknotens gewachsen, von dem Funiculus aus in die Samenknospe ein und in dieser empor, ihr ganzes Gewebe derart durchwuchernd und um-

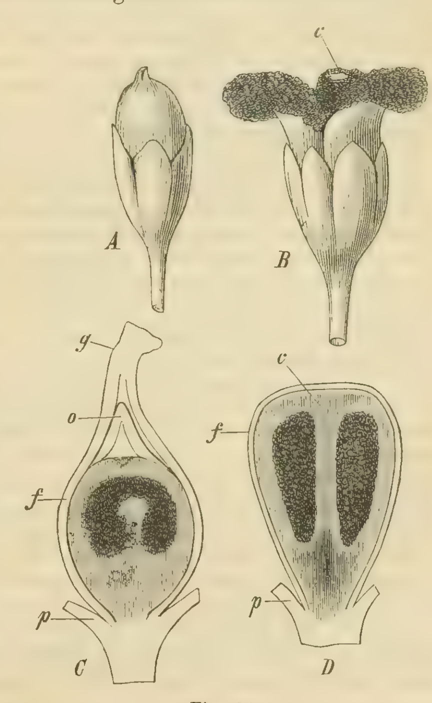


Fig. 80. Sphacelotheca Hydropiperis in der Blüthe von Polygonum Hydropiper. Schwache Vergrösserung. *A* reifer Fruchtkörper des Pilzes aus dem Perigon des Polygonum hervorragend. *B* desgleichen, aus dem geöffneten Körper quillt die Sporenmasse hervor. *C* Medianer Längsschnitt durch einen jungen Körper und seine Umgebung. *D* Längsschnitt durch einen ältern Körper. *c* bedeutet überall Columella; ferner in *C* u. *D* *p* Perigon, *f* Fruchtknotenwand, *o* Integument (Mikropyle) der Samenknospe, *g* Griffel. In *C* und *D* ist das sterile, resp. jugendliche Gewebe des Pilzes längsschraffirt, die reifende Sporenmasse dunkel gehalten. Weitere Erklärung im Text.

spinnend, dass es fast völlig verdrängt und an Stelle der Samenknospe ein aus dicht verflochtenen Hyphen bestehender ovaler Pilzkörper gebildet wird. Nur das Mikropyleende der Integumente nimmt an dieser Pilz-Pseudomorphose nicht Theil, es bleibt als ein nach und nach unter Bräunung vertrocknendes conisches Spitzchen (*o*) auf dem Scheitel des Körpers sitzen. Dieser ist zunächst aus vielästigen dicht verflochtenen Hyphen, welche die zu beschreibenden gelatinösen Wände der Fruchthyphen von Ustilago haben, gleichförmig aufgebaut und farblos. Hat er unter steter Volumzunahme die Eiform erhalten, so beginnt in seiner Scheitelregion die Differenzirung in eine ringsum geschlossene relativ dicke äussere Wand, einen axilen säulenförmigen, cylindrischen oder keuligen Körper, Columella, welche beide farblos bleiben, und eine den Raum zwischen beiden ausfüllende dichte dunkel violett werdende Sporenmasse (Fig. 80 *C*, *D*). Der untere, dem Funiculus und der Chalaza der Samenknospe entsprechende Theil bleibt undifferenzirt, und in ihm findet dauernd ausgiebige Neubildung von Pilzmasse statt. Dieselbe wird dem differenzirten Theile von unten her in der Richtung zugefügt, dass er, ohne erheblich breiter zu werden, stetig an Höhe zunimmt, also die Gestalt eines oben zugespitzten Cylinders erhält. Sie nimmt wo sie zur Wand, Columella und Sporenmasse hinzukommt, jedesmal Bau und Farbe des genannten Theiles an. Jeder der drei Theile wächst mit andern Worten von seiner Basis aus durch Hinzufügung neuer Gewebe-Elemente, die von einem basalen Bildungsgewebe dauernd producirt und nachgeschoben werden und sich in derselben Folge in welcher sie entstanden, differenziren und definitiv ausbilden (Fig. 80 *C* und *D*). Die Entwickelung und der fertige Bau der Sporenmasse sind die unten für Ustilago zu beschreibenden. Die Wand stellt im fertigen Zustande eine dicke Haut dar, welche aus vielen unregelmässigen Schichten nicht sehr fest verbundener, runder Zellchen besteht. Diese entstehen aus den Hyphen des primären Geflechts in derselben Weise wie die Sporen; sie haben ohngefähr die gleiche Grösse wie letztere, zarte farblose Membran und grösstentheils wässerig-hyalinen Inhalt. Der Bau der Columella ist der gleiche wie jener der Wand; nur schliesst dieselbe meist deutliche, gebräunte Reste des Samenknospengewebes ein, und besteht in ihrem obersten Ende aus viel grösseren, derberen hyalinen Zellen, deren Ursprung mir unklar geblieben ist. Auch mag hier bemerkt werden, dass dieses obere Ende bei den untersuchten jungen Exemplaren immer blind in der Sporenmasse endigte (*C*), bei einigen älteren dagegen bis zur Scheitelregion der Wand reichte und in diese überging (*D*); ob dies eine individuelle oder eine Altersverschiedenheit ist blieb ungewiss.

Der beschriebene Sporenbehälter wird nur aus der Samenknospe gebildet. Perigon und Staubgefässe der befallenen Blüthe bleiben normal. Auch die Fruchtknotenwand und die Griffel bleiben pilzfrei; sie folgen auch dem Wachsthume des Behälters nicht, und in dem Maasse als dieses fortschreitet wird die Seitenwand gedehnt und endlich quer durchrissen; mit ihrem oberen Stück vertrocknen die Griffel zu einem dem Scheitel des Behälters aufsitzenden Spitzchen. Dies tragend wächst der Behälter aus dem Perigon hervor (*A*). Er erreicht 2—3 mm Länge. Seine Wand ist jetzt, zumal soweit sie oben von den vertrocknenden Wandresten bedeckt wird, sehr brüchig und reisst schon bei leiser Berührung durch, um den Sporen den Austritt zu gestatten (*B*).

§ 55. Die Entwickelung der Dauersporen erfolgt bei Entyloma (vgl. Fig. 81, *a*) wie bei Protomyces, durch intercalare Abgliederung an beliebigen Orten der Hyphen; bei Tilletia entstehen sie einzeln terminal aus den Zweigenden der sporenbildenden Hyphen. Bei Geminella Delastrina werden sie durch quere Abgliederung dieser reihenweise gebildet; die ganzen sporenbildenden Hyphen theilen sich, nach Winter, von den Spitzen ihrer gekrümmten Endzweige in basipetaler Folge fortschreitend, durch Querwände in kurze Glieder, die zu paarweise verbundenen Sporen heranwachsen.

Ohngefähr mit denselben Worten lässt sich die Sporenentwickelung von Ustilago kurz beschreiben, nur dass hier die Sporenzellen bei der Reife nicht paarweise verbunden, sondern einzeln frei werden. Die Endverzweigungen

der sporenbildenden Hyphen sind bei manchen Arten (U. Ischaemi nach Winter, U. hypodytes nach meinen alten Angaben) schlank, fadenförmig, bei den meisten aber reich büschelig-kurzästig, so dass sie ein eigenthümlich lappig-traubiges Ansehen erhalten (Fig. 82). Hierzu kommt bei Ustilago die weitere Eigenthümlichkeit, dass mit oder schon vor Beginn der gleichfalls basipetal fortschreitenden Quertheilung in kurze, etwa isodiametrische Glieder, die

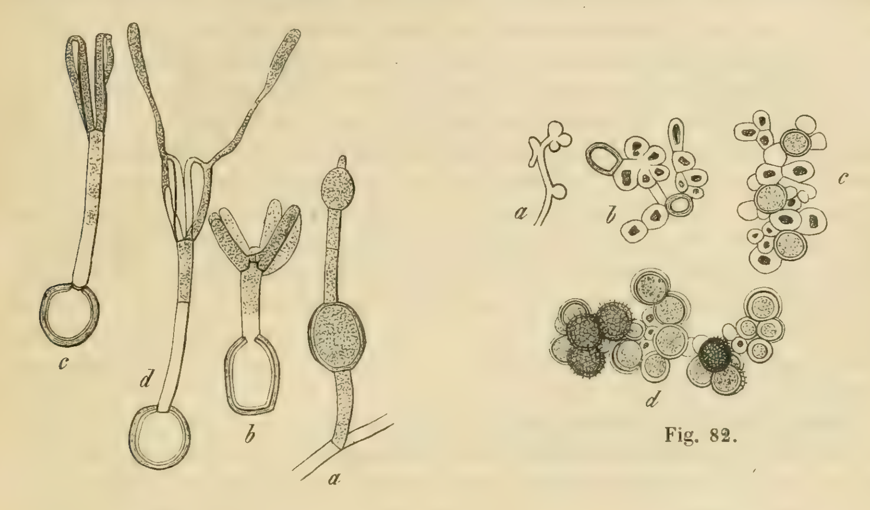


Fig. 81.

Fig. 82.

Membranen der Fäden stark gallertig aufquellen. Die Protoplasmakörper der einzelnen Glieder sind daher bald von breiten hyalinen Gallertscheiden umgeben (Fig. 82, *b*, *c*), innerhalb dieser relativ kleine, fast homogene, stark lichtbrechende kernartige Körper darstellend. An der Oberfläche dieser wird dann innerhalb der Gallerhülle die definitive Membran der Spore gebildet und mit dieser wächst der Körper zu der relativ voluminösen Spore heran. In dem Maasse, als dieses fortschreitet, wird die Gallertscheide zarter und blasser, um mit der Reife der Spore völlig zu schwinden (*b*—*d*).

Bei den Genera Urocystis, Sorosporium, Tuburcinia sind die reifen Sporen zu zwei bis sehr vielen in Knäuel vereinigt, und jedes dieser mit einer persistenten oder transitorischen besonderen Hülle versehen. Die Entwickelung der Knäuel ist noch nicht in allen Punkten klar. Bei Urocystis wird

Fig. 81. *a* Entyloma Calendulae. Mycelfaden mit zwei jungen Dauersporen. *b* Keimende Dauerspore. Das vordere Paar des Primärsporidienwirtels zeigt an seiner Basis die Copulation. *c* Ent. Ungerianum de By. Keimende Dauerspore. Vier Primärsporidien, mit ihren Spitzen paarweise copulirend. *d* dasselbe Exemplar 7 Stunden später. Beginn der Abgliederung einer secundären Sporidie (Gonidie) an jedem Paare. Vergr. 600.

Fig. 82. Ustilago Tragopogonis. Sporenentwickelung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *a* Sporenbildender Zweig, eben auf die Aussenfläche der jungen Corolle von Tragopogon pratensis getreten und die büschelige Verästelung beginnend. *d* Sporenbüschel mit mehreren schon reifen Sporen, deren Epispor dunkel violett gefärbt und mit netzförmigen Verdickungen versehen ist. Vergr. 300.

nach Wolff und Winter der Anfang eines Knäuels dargestellt von einer anschwellenden, oft gekrümmten Auszweigung des sporenbildenden Fadens, an deren Stelle später und nach nicht klar ermittelten Zwischenstadien eine Gruppe von meist 2—4 zarten Zellen vorhanden ist, welche in fester Verbindung miteinander zu Sporen heranwachsen. Die junge Anlage der Gruppe wird ferner fest umwachsen von dünneren gekrümmten Hyphenzweigen, welche dieselbe einhüllen. Diese werden durch Querwände in kurze Zellen getheilt, von denen die meisten mit der Reife schwinden, eine kleine, individuell ungleiche Zahl aber zu persistenten, etwa halblinsenförmigen, der reifenden Gruppe fest ansitzenden Hüllzellen heranwächst. Die Bildung der Hülle scheint je nach Species in verschieden frühem Entwickelungsstadium zu geschehen, und die Theilung der Sporenanlage manchmal zu unterbleiben, wenigstens findet man nicht selten nur eine reife Spore innerhalb einer Hüllzellengruppe. Nach Prillieux wäre die Sache viel einfacher; eine Anzahl sporenbildender Hyphenzweige verfilzte sich zu einem Knäuel und ein oder einige Aeste bildeten acrogen, wie bei Tilletia, eine Spore, während die Glieder der übrigen sich theilweise zur Hülle ausbildeten. Letztere kann auch ganz ausbleiben, die Spore also ganz wie bei Tilletia entstehen. Meine älteren Notizen stimmten mit diesen Angaben ziemlich gut, doch ist Bestätigung erwünscht.

Der Anfang eines Sporenknäuels von Sorosporium und Tuburcinia ist nach Woronin ebenfalls ein anschwellender kurzer Seitenzweig, vielleicht manchmal auch zwei einander fest anliegende Zweige. Dann aber wird jede solche Anlage umwachsen von wirr vielästigen dünnen Zweiglein, welche sich mit einander dicht verflechten zu einem runden Knäuel. In diesem ist eine weitere Differenzirung zunächst nicht erkennbar. Ist es zu einer bestimmten Grösse herangewachsen, so besteht seine Mitte aus einer dichten Gruppe zarter polyedrischer Zellen, welche nun miteinander, ohne erkennbare weitere Theilung oder Vermehrung, zu den definitiven Sporen heranreifen. Die Gruppe wird zunächst noch eingehüllt von einem vielschichtigen dichten Hyphengeflechte; dieses schwindet mit der Reifung der Sporen, bei Sorosporium nach vorheriger Vergallertung. Die erste Entstehung der Sporengruppe in dem Knäuel ist unklar. Frank's Darstellung, derzufolge jede Spore aus einer anschwellenden Zelle eines der ursprünglichen Knäuelfäden entstände, deren übrige Theile dann die transitorische Hülle bildeten, ist plausibel, bedarf aber noch bestimmterer Nachweisung. Auch bei Sorosporium Saponariae kommen übrigens, wie bei Fischer v. Waldheim beschrieben ist, manchmal Sporen vor, welche auf einem Fadenende einzeln und ohne Hülle, wie bei Tilletia abgegliedert werden. Wenn dieselben, was vorläufig nicht bestritten werden kann, wirklich dem Sorosporium angehören und nicht etwa doch einem Parasiten desselben, so erhält durch sie Frank's Ansicht eine erhebliche Unterstützung.

Die Sporenentwicklung der Sorosporium jedenfalls sehr nahe stehenden Genera Thecaphora und Schizonella Schröt. ist nicht näher untersucht.

§ 56. Die einzelne reife Spore der Ustilagineen hat im allgemeinen runde oder polyedrische Gestalt und den gewöhnlichen Bau derberer Pilzsporen; zartes farbloses, den Protoplasmakörper umschliessendes Endospor

und derbes Episporium, welches bei den meisten Formen, auch bei einer als Melanotaenium unterschiedenen Entyloma-Art, dunkel gefärbt und bei vielen mit characteristischer, zur Speciesunterscheidung sehr brauchbarer feiner Structur und Oberflächensculptur versehen ist, bei manchen Arten auch mit distinctem Keimporus. Nur bei der Mehrzahl der Entylomen ist das derbe, geschichtete Epispor fast oder ganz farblos. Die bei Urocystis den Sporen angewachsenen Hüllzellen sind bei der Reife mit blasser gefärbten Membranen wie diese und fast ausschliesslich wässerigem Inhalt versehen.

Die Keimung der Dauersporen findet statt bei hinreichender Wasserzufuhr und unter Wasseraufnahme. Sie ist der Form nach verschieden, je nachdem nur Wasser oder mit diesem gelöste Nährstoffe zugeführt werden.

In dem ersteren Falle wird, von einzelnen später zu besprechenden individuellen und specifischen Ausnahmen abgesehen, ein kurzer Keimschlauch getrieben, welcher das Protoplasma der Spore aufnimmt und sich zum Promycelium im Sinne des § 31 (S. 118) ausbildet. Bei den meisten Arten bleibt dieses mit der Membran der Spore in Verbindung, bei wenigen (z. B. Ustilago Vaillantii) trennt es sich bald von derselben ab. Die Weiterentwickelung besteht darin, dass

1. Acrogene oder seitliche Aussprossungen auf Kosten des Protoplasmas getrieben und abgegliedert werden; dieselben sind, der angeführten Terminologie gemäss Sporidien (erster Ordnung) zu nennen. Die specielle Gestaltung bei ihrer Entwickelung ist nach Einzelspecies höchst mannichfaltig. Die Hauptformen, denen sich einzelne intermediäre oder abweichende leicht anschliessen lassen, sind folgende:

a) An dem stumpfen, relativ breiten Scheitel des Promycels sprosst ein Wirtel oder »Kranz« von schmal cylindrischen oder pfriemenförmigen Sporidien (»Kranzkörpern«) hervor. Sie entstehen simultan; ihre Zahl in einem Wirtel wechselt nach Species und Individuen zwischen etwa 4 und 10. Dieser Modus ist characteristisch für die meisten Entyloma-Arten (Fig. 81 S. 189), für Tilletia (Fig. 83), Tuburcinia, Urocystis.

b) Der Promyceliumschlauch wird durch Querwände in eine Reihe von zwei bis mehreren kurzen Zellen getheilt, und diese gliedern dann, meist an ihrem acroskopen Ende, je eine Mehrzahl läng-



Fig. 83.

Fig. 83. Tilletia Caries Tul. Keimung. *a* Beginn des Vorsprossens der Primärsporidien auf dem Promycelium *p*. *s* copulirte Primärsporidienpaare. Bei *x* Keimschlauch, von einem Paare ausgetrieben. *s'* secundäre Sporidie resp. Gonidie. Vergr. 460. Copie nach Tulasne.

licher oder stabförmiger Aussprossungen als Sporidien ab. So Tolyposporium Junci Woronin und viele Ustilago-Arten, z. B. U. Tragopogonis (Fig. 84 *B*), flosculorum, utriculosa, Cardui, Kühniana u. a. m.

c) Die Spore treibt einen einfachen (ganz ausnahmsweise verzweigten), dünnen, kurzen Promycelschlauch und dieser gliedert acrogen eine oder succedan reihenweise mehrere cylindrisch-spindelförmige Sporidien ab: Ust. longissima, Fig. 84 *A*; auch Thecaphora Lathyri (Brefeld).

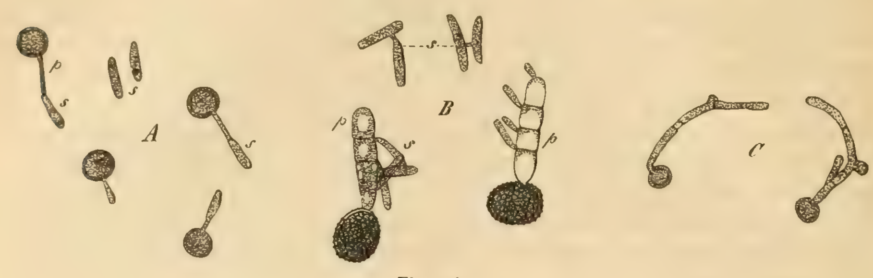


Fig. 84.

2. Der schlanke, manchmal eine oder die andere kurze Zweigaussackung treibende Promycelschlauch wird durch Querwände in einige Gliederzellen getheilt, welche nur vereinzelte oder gar keine Sporidien abschnüren. So Ustilago Carbo (Fig. 84 *C*), destruens, und nach Woronin Thecaphora hyalina.

Die abgegliederten Sporidien zeigen nun bei vielen Arten, nach ihrer Trennung vom Promycel oder schon vorher paarweise Vereinigung; sie verschmelzen mittelst kurzer Querfortsätze, welche je nach Einzelfall an der Insertionsstelle oder am Scheitel oder in der Mitte liegen, zu Doppelzellen, wie in Fig. 81, 83, 84 *B* dargestellt ist. Auch in dem unter 2 hervorgehobenen Falle findet paarweise Verschmelzung statt und zwar zwischen den Gliederzellen des Promyceliums. Nächstbenachbarte verschmelzen mittelst kurzer Ausstülpungen, welche dicht neben der trennenden Querwand entstehen, mit einander ein kurzes seitliches Höckerchen bildend (Fig. 84, *C*, links), durch welches dann nach Verschwinden der trennenden Membran das beiderseitige Protoplasma in Continuität tritt. Zwischen nicht direct aneinandergrenzenden wird die Communication vermittelt durch grössere Seitenzweige, die dann an einem Promycel bogige Oesen oder Schlingen oder auch zwischen zwei Promycelien Querbrücken bilden können.

Tritt nun Weiterentwickelung ein, so wird im einfachsten Fall an einer Stelle des Paares ein dünner Keimschlauch ausgetrieben, welcher akropetal progressiv wachsend das ganze Protoplasma des Paares nach und nach aufnimmt (Fig. 83, *x*); derselbe vermag, wie für eine Anzahl Arten nachgewiesen ist, in die geeignete phanerogame Pflanze einzudringen und hier wiederum

Fig. 84. Keimung von *A* Ustilago longissima Tul. Vergr. gegen 700; *B* Ust. Tragopogonis, Vergr. 390; *C* Ust. Carbo Tul. Vergr. über 390. *p* Promycelium, *s* Primärsporidien. Weitere Erklärung im Text.

zum Dauersporen bildenden Mycel heranzuwachsen, mag daher kurz als **Mycelanfang** bezeichnet werden.

Eine Complication dieses Vorganges tritt bei Tilletia, Entyloma-Arten häufig, bei Tuburcinia Trientalis, Urocystis Violae als allgemeine Regel in sofern ein, als an dem Paare, auf kurzem Seitenzweige, erst ein (secundäres) Sporidium acrogen abgegliedert wird (Fig. 83 *s'*, 81 *d*), welches dann seinerseits den Mycelanfang austreibt.

Bei denselben Arten, welche den beschriebenen Entwickelungsgang als ganz vorherrschende Regel besitzen, kommen, unter sonst gleichen Verhältnissen, individuelle Abweichungen von demselben vor. Erstlich kann der von der Dauerspore getriebene Keimschlauch, statt der angegebenen Eigenschaften des Promycels, jene eines acropetal wachsenden, nicht Sporidien bildenden Mycelanfangs annehmen; zweitens kann die paarweise Copulation der Sporidien erster Ordnung unterbleiben, die nicht copulirten aber dennoch Schläuche treiben, welche ihrer Gestaltung nach obigen Mycelanfängen gleich sind. Letztere Erscheinung betrifft z. B. bei Entyloma-Arten manchmal alle oder die meisten primären Sporidien eines Wirtels, oder, wenn die Zahl der Glieder dieses eine ungerade ist, eines derselben, während die übrigen die paarige Verbindung erhalten.

Dieselben Erscheinungen, welche in den bisher berücksichtigten Fällen als individuelle Ausnahmen auftreten, sind bei einer anderen Reihe von Species die vorherrschende, selbst ausnahmslose Regel; einerseits also Sporidienbildung nach einem der oben beschriebenen, resp. diesen ähnlichem Modus, aber Mangel der Paarung; so z. B. Ustilago Maidis, Vaillantii, auch longissima, Entyloma Magnusii Woronin; oder Mangel der Sporidienbildung und Austreibung eines das Wachsthum eines Mycelanfangs, und keine Copulation seiner etwaigen Gliederzellen zeigenden Keimschlauchs aus der Dauerspore; z. B. Sorosporium Saponariae nach Woronin.

Die Keimung der Dauersporen in (den S. 138 genannten) **Nährlösungen** ist von Brefeld neuerdings sehr ausführlich studirt worden. Sie erfolgt bei manchen Arten leichter und rascher als bei reiner Wasserzufuhr und ist von der beschriebenen allgemein dadurch verschieden, dass anstatt der auf Kosten des Sporenprotoplasmas entwickelten kurzlebigen Producte reich und üppig vegetirende Formen entstehen, welche bei hinreichender Nahrungszufuhr in gleichbleibender Gestaltung unbegrenzt weiterzuwachsen vermögen. Je nach den Species besteht diese Gestaltung entweder darin, dass das in der beschriebenen Weise begonnene Promycel in Sprosspilzform (vgl. S. 5) sich weiter entwickelt, oder dass der Keimschlauch der Dauerspore heranwächst zu einem ästigen Faden-Mycelium, welches dann in der Flüssigkeit selbst oder auf in die Luft ragenden Aesten Sporen abgliedert.

Für die Sprosspilzform sind exquisite Beispiele Ustilago antherarum, Carbo, Maidis, Kühniana; für die sporenbildenden Mycelien Ust. destruens. Andere Arten, über welche die Einzelheiten bei Brefeld aufzusuchen sind, verhalten sich intermediär. Auch von U. destruens kann dieses insofern gesagt werden, als von den Sporen desselben die einen in der Nährflüssigkeit in Sprossform keimen; andere dagegen ein in der Flüssigkeit vegetirendes ästiges

Mycelium entwickeln, von welchem aufrechte, in die Luft tretende Zweige längliche Sporen, in ästigen Ketten (vgl. S. 71), also auch in Sprosspilzfolge abschnüren. Für Tilletia Caries, Entyloma, Thecaphora Lathyri wurde in Nährlösung keine Keimung der Dauersporen oder baldiges Absterben der Keimanfänge beobachtet; dagegen üppige Mycelentwickelung dann, wenn die primären oder die secundären Sporidien der Wasserkeimungen in Nährlösungen ausgesät wurden, und an aufrechten, in die Luft ragenden Zweigen des Mycels acrogene Abgliederung von Sporen, welche bei der Thecaphora den primären, bei den anderen genannten Formen den secundären Sporidien der Wasserkeime gleich sind.

Geminella Delastrina weicht von den übrigen Formen dadurch ab, dass sie, wie Schröter fand, in Wasser auf kurzem Promycelschlauch rundliche Sporidien reihenweise acrogen abschnürt, an welchen weitere Entwickelung nicht beobachtet ist; in Brefeld's Nährlösungen grosse Mycelkörper bildete, deren Weiterentwickelung ebenfalls unklar blieb.

§ 57. Bei einigen Ustilagineen endlich werden an dem die Wirthpflanze bewohnenden und die Dauersporen bildenden Mycelium ausser diesen noch andere Sporen producirt, welche hier einstweilen Gonidien heissen mögen. Wie Schröter fand, sendet bei einer Anzahl Entyloma-Arten, z. B. dem auf Ranunculus sceleratus und Ficaria häufigen E. Ranunculi und besonders dem E. serotinum auf Symphytum officinale, das blattbewohnende Mycelium, theils aus den Spaltöffnungen, theils durch die Seitenwände der Epidermis zahlreiche, oft dicht gedrängte, kurze Zweige ins Freie und diese schnüren an ihren Enden einzelne (oder successiv mehrere?) Sporen ab. Diese haben ähnliche schmale Spindelform, wie die secundären Sporidien des Promyceliums und es ist anzunehmen, wenn auch nicht beobachtet, dass sie sich bei der Keimung diesen gleich verhalten. Sie erscheinen an dem Mycelium früher als die Dauersporen, für das blosse Auge einen zarten Mehl- oder Schimmelanflug auf dem befallenen Blattflecke darstellend.

Der ausgezeichnetste hierher gehörige Fall ist der von Woronin bei Tuburcinia Trientalis gefundene. Die Dauersporen dieses Pilzes keimen im Spätherbst. Die aus den Secundärsporidien erwachsenen Mycelanfänge dringen in die zur Ueberwinterung bestimmten bodenständigen jungen Sprosse der Trientalis und entwickeln sich in deren Parenchym zu dem gleichfalls überwinternden Mycelium. Dieses durchwuchert im nächsten Frühling den ganzen sich entfaltenden Spross und bildet zunächst auf der Unterseite seiner Blätter Gonidien, später auch, weniger in den Blättern als im Stengel, die Dauersporenknäuel. Die Träger der Gonidien treten, als Zweige des intercellularen Mycels, durch die Stomata und Seitenwände der Epidermiszellen auf die ganze Blattunterfläche, diese als ein weisser Flaum bedeckend. Sie sind einfach pfriemenförmig und gliedern auf ihrem Scheitel je successiv mehrere Sporen (Gonidien) ab, welche durch ihre birnförmige Gestalt von den spindelförmigen des Promycels verschieden sind. Auf feuchter Fläche treiben sie Keimschläuche und diese dringen in das Trientalis-Laub. Sie entwickeln sich hier zu Mycelien, welche auf kleine Flecke beschränkt bleiben und hier Dauersporenknäuel, aber keine Gonidien bilden.

§ 58. Nach den in Vorstehendem zusammengefassten bekannten Thatsachen gestaltet sich der Entwickelungsgang der Ustilagineen im einfachsten Falle (Entyloma spec., Ust. Carbo, Urocystis occulta) so, dass die Dauerspore ein Promycel entwickelt, dieses die copulirenden Paare, und die von diesen getriebenen Mycelanfänge, in die Wirthpflanze eingedrungen und weitergewachsen, wiederum Dauersporen. Ein Complication kann dieser Gang zunächst erfahren dadurch, dass der Mycelanfang erst ausgeht von den aus den Paaren entspringenden secundären Sporidien, was bei manchen Entylomen, Tuburcinia Trientalis, ganz herrschende Regel ist. Dazu kommt dann bei E. Ranunculi, serotinum, Tub. Trientalis die weitere Einschaltung von Gonidien, welche am endophyten Mycel entstehen und solches wiederum zu produciren vermögen. Nimmt man, was noch zu erörtern sein wird, einstweilen die Dauersporen als Carposporen im Sinne von § 34, so werden auch jene secundären Sporidien als Gonidien bezeichnet werden müssen, welche in den Entwickelungsgang eingeschaltet sind. Auf nicht lebendem geeignetem Nährboden endlich kann ebenfalls Mycel und wiederum an diesem Gonidien gebildet werden, von welchen man wenigstens annehmen darf, dass sie zur Reproduction eines Carposporen bildenden Myceliums fähig sind. Ich habe das fortan zu gebrauchende Wort Gonidium in Vorstehendem absichtlich noch nicht allgemein angewendet, um an einem Beispiel zu zeigen, wie nach den verschiedenen Gesichtspunkten und Beziehungen dasselbe Ding verschiedene Namen haben kann und muss.

Die sicher bekannten Thatsachen beschränken sich hierauf. Die Species, deren Entwickelungsgang wirklich vollständig verfolgt ist, Ustilago Carbo destruens, Tilletia, Tub. Trientalis, Entyloma, Urocystis occulta zeigen sämmtlich die Paarung der Promycelglieder resp. Primärsporidien; und für Urocystis Violae, dessen Entwickelung von Kühn auch vollständig verfolgt wurde, ist, nach Prillieux' Abbildung, jene Paarung ebenfalls als vorhanden anzunehmen, wenn sie auch nicht ausdrücklich beschrieben wird.

Auf der anderen Seite giebt es Species, welchen nach den vorhandenen Beobachtungen jene Paarung fehlt. Vollständige Beobachtungen ihrer Entwickelung liegen auch nicht vor, aber nach den bekannten Daten und den von Kühn mit positivem Resultat mit U. Maidis an der Nährpflanze ausgeführten Infectionsversuchen muss angenommen werden, dass das endophytisch fructificirende Mycel sich hier aus der Dauerspore direct oder aus ungepaarten eingeschalteten Gonidien entwickelt.

Hiernach wäre der Entwickelungsgang der gesammten Ustilagineengruppe in den Hauptzügen und mit den nach Species wechselnden Einzelgestaltungen und Complicationen der gleiche, bis auf den in dem Auftreten oder Fehlen der Paarung liegenden Unterschied.

Welcher Werth diesem Unterschiede beizulegen sei, ist fraglich und streitig. Ich habe die Paarung früher und auch jetzt noch Copulation genannt und hierdurch ausgedrückt, dass sie als ein den Sexualprocessen analoger Vorgang angesehen werden kann oder soll. Brefeld ist dem entgegengetreten und erklärt sie für eine der Verschmelzung vegetativer Zellen, zumal junger Keimschläuche (vgl. S. 2), analoge Erscheinung. Man kann in Fällen wie der

vorliegende in der Erscheinung für sich allein kein entscheidendes Argument für und gegen finden, sondern muss sich vielmehr nach indirecten Wahrscheinlichkeitsgründen umsehen. Die meinigen sind, wenn ich mich an die vollständig bekannten Fälle allein halte, folgende. Erstens, das fast ausnahmslose Auftreten der Paarung unter den normalen, d. h. denjenigen Keimungsbedingungen, welchen die Species in der Natur thatsächlich angepasst ist. Für Tilletia, Entyloma spec., Urocystis, Tuburcinia Trientalis ist dies, wie oben gezeigt, die Wasserkeimung, und bei dieser erfolgt die Paarung so prompt, dass es nicht leicht ist, ungepaarte Primärsporidien zu erhalten, wenn man von den ebenfalls erwähnten speciellen Ausnahmefällen absieht. Diese selbst aber sind derart beschaffen, dass sie die Regel nur bestätigen. Zweitens die ganz vorherrschend paarige Verbindung. Die dicht bei einander stehenden Wirtelsporidien von Tilletia, Entyloma, Urocystis u. s. w. copuliren fast immer nur zu zwei und zwei und wo ein unpaares Individuum vorhanden ist, bleibt es meist uncopulirt, während seine Vereinigung mit einem Paare doch leicht möglich, man kann sagen sehr nahe gelegt ist. Die Glieder des Promycels von Ust. Carbo copuliren, wenn direct benachbart, in einer der Schnallenverbindung (S. 2) ähnlichen Form; unter anderen örtlichen Verhältnissen kommen Paare in anderer Form zu Stande, z. B. durch Schlingenverbindung zwischen zwei durch ein bereits verbundenes Paar von einander getrennten Gliedern eines Promycels. Diese Erscheinungen zeigen, dass in dem Paare nach der Copulation eine Veränderung einzutreten pflegt, welche eine fernere Copulation erschwert oder verhindert, während andererseits die weitere Entwickelung damit eingeleitet ist. Das alles sind Erscheinungen, welche nach den vorliegenden Kenntnissen nur in sexuellen Processen, resp. wenn der Kürze halber so gesagt werden mag, in sexuellen Copulationsprocessen ihr Analogon haben und hiernach so lange beurtheilt werden müssen, als nicht andere Kenntnisse vorliegen. Bei den Verschmelzungen von Keimschläuchen, welche zunächst vergleichbar sind, verhält sich das anders. Ein Blick auf Fig. 1 S. 2 zeigt, dass die Verschmelzung hier eine beliebige Zahl von Sporen betreffen und auch unterbleiben kann, bei qualitativ gleicher, nur etwa nach Zahl der verbundenen Keime verschieden kräftiger Weiterentwickelung. Allerdings kommen bei den in Frage stehenden Pflanzen auch Copulationen von mehr als zwei Primärsporidien vor; sie sind z. B. bei Tilletia, auch Ust. Tragopogonis beobachtet. Allein das sind relativ seltene Ausnahmefälle, die selbst dann nur die Regel bestätigen könnten, wenn nicht auch von sexuellen Copulationen typischer Art ebensolche Ausnahmefälle bekannt wären, z. B. Zygnema, Acetabularia.

Die Gründe, welche Brefeld gegen meine Auffassung der Paarung geltend macht, sind soweit ich sie herausschälen kann folgende. Die Paarung tritt ein bei den Wasserkeimungen. Sie unterbleibt, wenn die Primärsporidien, z. B. von Tilletia, in Nährlösung gebracht sind, bevor Paarung eintreten konnte; sie unterbleibt ferner auch bei Ust. Carbo und ähnlich keimenden Arten, wenn sie in Nährlösung keimen und sprossen. Ist dagegen die Nährlösung erschöpft, so tritt bei vielen Arten Paarung und nachherige Austreibung von Mycelanfängen ein. Wiederzusatz von Nährlösung ruft wiederum Gonidiensprossung hervor. Dies zeigt, dass die copulirenden Zellen keine für sich entwickelungs-

unfähigen Geschlechtsorgane sind, denn »nach unserer jetzigen Auffassung von dem Wesen der Sexualität« könnte ein solcher Wechsel der Eigenschaften von Sexualzellen durch Wechsel der Ernährung nicht eintreten. Dem ist zu entgegnen, dass nach unseren jetzigen Kenntnissen die hier allein zum näheren Vergleich heranzuziehenden Copulationsprocesse, welche bestimmt als vereinfachte Analoga sexueller Processe anzusehen sind, in nichts anderem bestehen als der jeweils characteristischen Verschmelzung zweier Zellen zu einer weiter entwickelungsfähigen. Was darin weiter für ein »Wesen« steckt wissen wir nicht. Viele solche copulirende Zellen sind ohne die Copulation nicht weiter entwickelungsfähig; z. B. die Gameten vieler Chlorophyceen, doch gilt dieses nicht für alle. Von den Phaeosporeen, welche für gegentheiliges Verhalten wohl manches Beispiel liefern, will ich nicht reden, weil hier die Dinge nicht ganz klar und zum Theil streitig sind. Rostafinski und Woronin[1]) haben aber bei Botrydium granulatum gefunden, dass die aus den frisch gereiften Dauersporen entwickelten Schwärmer typisch und nothwendig copuliren, während dieselben Schwärmer ohne Copulation keimen, wenn sie sich aus über 2 Jahre alten Dauersporen entwickelt haben. Es tritt also auch in den hier in Betracht kommenden Eigenschaften derselben Zellen, in Folge der Einwirkung äusserer, Ernährungsvorgänge jedenfalls nahe berührender Ursachen, auch eine Veränderung ein. Selbst hoch differenzirte Sexualzellen können weiterer Entwickelung fähig sein, wenn ihre Befruchtung verhindert wird, das zeigt das Beispiel der unbefruchteten Oogonien von Pythium megalacanthum[2]), welche kräftig wachsende Keimschläuche treiben. Jene künstlich erzeugten oder spontanen Ausnahmen bei den die Paarung typisch zeigenden Ustilagineen stehen also nicht im Widerspruch mit den bei unzweifelhaften Sexualorganen bekannten Erscheinungen.

Dass es Arten gibt, welchen die Paarung fehlt, kann die Beurtheilung dieser wo sie vorkommt kaum beeinflussen. Zudem weiss man ja, dass bei anderen Pilzgruppen streng homologe Organe bei der einen Species streng sexuelle Function haben, bei der anderen asexuell sein können, wie die Vergleichung der Peronosporeen und der antheridienlosen Saprolegnieen lehrt.

Das gewichtigste Argument, welches zu Gunsten Brefeld's derzeit geltend gemacht werden könnte, ist wohl dieses, dass nach Brefeld's Angaben manche Arten, z. B. Ustilago longissima, an den in Nährlösung erzeugten »Gonidien« die Paarung und darauf folgende Austreibung von Mycelanfängen unter den angegebenen Bedingungen zeigen, während solche bei ihrer Wasserkeimung nicht beobachtet ist. Es sind dies aber in ihrem Entwickelungsgang unvollkommen bekannte Arten, welche zur Beurtheilung der vollständig bekannten zunächst nicht maassgebend sein können. Und aus den, speciell für Ust. longissima, derzeit bekannten Daten lässt sich sogar die Vermuthung begründen, dass auch bei solchen Species die Paarung nothwendige Vorbedingung ist für die Bildung infectionsfähiger Mycelanfänge, und dass sie, im Gegensatz zu Tilletia, nur eintritt unter besonderen, noch näher festzustellenden Ernährungsverhältnissen.

1) Bot. Zeitg. 1877, p. 662.
2) Bot. Zeitg. 1881, p. 543.

Mag nun aber die Frage nach dem sexuellen Werth der Paarung mit der Zeit entschieden werden wie sie wolle, so ist diese jedenfalls für die Fälle, wo sie stets vorkommt eine characteristische Thatsache, mit welcher gerechnet werden muss.

Fragt man jetzt nach den Homologien des Entwickelungsganges der Ustilagineen, so können dieselben innerhalb der Gruppe selbst nicht zweifelhaft sein und bedürfen keiner weiteren Besprechung. Es ist ferner einleuchtend und durch die zum Theil anticipirte Terminologie ausgedrückt, dass der in Rede stehende Entwickelungsgang im allgemeinen jenem der früher behandelten Gruppen entspricht, die Dauersporen also den Daueroosporen, resp. Oo- oder Carposporen der Peronosporeen, Entomophthoreen u. s. w. verglichen werden können; zumal die Vergleichung der einfacheren Formen, Entyloma, Tilletia, legt diese Anschauung nahe. Wird diese Vergleichung acceptirt, so ergibt sich die Begründung der Namen Gonidien u. s. w. von selbst. Die Dauer- oder präsumptiven Carposporen der Ustilagineen entstehen allerdings, im Gegensatz zu den Peronosporeen ungeschlechtlich; für die Feststellung der Homologien kann hierin aber, nach den sichern Erfahrungen bei Saprolegnieen (S. 153) kein Entscheidungsgrund liegen. Dass es gerade, wie Brefeld[1]) will, die Entomophthoreen sein sollen, denen die Ustilagineen sich besonders nahe anschliessen, ist nicht recht einzusehen; man kann dasselbe von den Peronosporeen behaupten. Bei aller durchgefühlten Uebereinstimmung fehlt aber an den meisten Punkten die Möglichkeit eines nähern Anschlusses. Man kann diesen zwar an vielen Orten vollziehen, wenn man dieses hinzutreten, jenes verloren gehen lässt, aber man kommt dabei aus den willkürlichen Sprüngen nicht heraus. Sieht man sich dagegen nach den specifisch characteristischen Eigenthümlichkeiten der Ustilagineen um, so tritt unter diesen jene der copulirenden Paare ganz besonders hervor. Diese Erscheinung findet sich soweit bekannt nur bei einer Nicht-Ustilaginee an demselben Orte des Entwickelungsganges und in ganz ähnlicher Form wieder; nämlich bei dem Protomyces macrosporus. Der einzige wesentliche Unterschied besteht darin, dass die zu paarenden Zellen bei Protomyces endogenen Ursprungs sind, bei den Ustilagineen acrogen abgegliedert werden; eine Differenz, welche gegen die Homologie keinen Einwand begründen kann, da sie in ähnlicher Form unter den unzweifelhaft homologen Gonidien der Mucorinen auch auftritt (§ 43); die Paarlinge des Protomyces entstehen endogen, ähnlich den Gonidien von Mucor; jene der Ustilagineen acrogen, ähnlich den Gonidien von Chaetocladium. In dem Protomyces macrosporus scheint demnach ein in jeder Hinsicht nächster Verwandter der Ustilagineen vorzuliegen und auch seine habituelle Aehnlichkeit mit Entyloma-Arten steht hiermit im Einklang. Ein näherer Anschluss an andere Gruppen wäre gefunden, wenn dies für Protomyces möglich wäre, und hier liegt die Heranziehung von Cladochytrium nahe. In der That stimmt hier alles überein, bis auf zwei Punkte. Erstens dass bei Cladochytrium die in den Dauersporen erzeugten Fortpflanzungszellen schwärmen, bei Protomyces nicht: eine für unsere Frage durchaus unwesentliche

1) Vgl. dessen »Schimmelpilze« IV, p. 165.

Differenz, denn genau homologe Sporen nächstverwandter Species können sich in dieser Beziehung verschieden verhalten. Zweitens, und das ist wesentlicher, fehlt bei Cladochytrium die Copulation oder Paarung, wenigstens nach den vorliegenden Erfahrungen. Finden diese nicht in ferneren Untersuchungen eine Erweiterung, so bleibt hier eine unvermittelte Lücke im Anschluss. Das ist nun abzuwarten. Nach den derzeitig bekannten Daten aber dürfte der am besten vermittelte Anschluss der Ustilagineen an andere Gruppen durch Protomyces und Cladochytrium zu den Chytrideen führen, oder zu derjenigen Chytridieengruppe, welcher Cladochytrium angehört (vgl. S. 178). Phylogenetisch und im Zusammenhang mit dem oben über die Chytridieen Gesagten betrachtet, werden dann die Ustilagineen anzusehen sein als eine von letzteren ausgegangene und in sich weiter ausgebildete Gruppe, deren Ausbildung von den einfacheren Formen wie Entyloma nach zwei divergenten Richtungen fortschreitet, einerseits in den knäuelbildenden Sorosporien und Urocysten, andererseits in den Fruchtkörpern von Sphacelotheca u. a. Höhepunkte erreichend. Dieselben Betrachtungen ergeben sich übrigens auch, wenn man, was wiederum nur durch Vermittlung von Protomyces und Entyloma geschehen kann, die Ustilagineen an andere Gruppen, wie Entomophthoreen anschliesst oder von diesen ableitet. Und wiederum tritt, auf Grund der gegenwärtig bekannten Daten, bei jeder der besprochenen Anschauungen für Protomyces und die Ustilagineen die Copulation oder Paarung als eine besondere neue Erscheinung auf d. h. eine solche, welche in den präsumptiven Anschlussgruppen ihr Homologon nicht hat. Hat sie dort ihr Analogon in den sexuellen oder Copulationsvorgängen, ist sie mit anderen Worten ein sexueller Process, so tritt dieser in der Ustilagineengruppe an einem anderen Orte des Entwickelungsganges auf als bei den früher betrachteten Gruppen, denn bei diesen ging aus dem sexuellen Process jedesmal direct die Dauerspore hervor, deren Homologon hier ungeschlechtlich entsteht.

Zum Ueberfluss sei schliesslich bemerkt, dass ein näherer Anschluss der Ustilagineen an die nachstehend noch zu besprechenden Gruppen derzeit nirgends zu finden ist, wie die folgenden Abschnitte erweisen werden.

Historisches. Die Homologien und die hiernach bestimmte Stellung der Ustilagineen im Systeme wurden von Brefeld l. c. und von mir (Beitr. IV) in dem im Texte erwähnten Sinne erst neuerdings festzustellen versucht. Die alten Autoren stellten sie auf Grund äusserlicher Aehnlichkeiten den Uredineen zunächst. Bereits 1853 (Brandpilze, p. 98) habe ich auf die Unzulässigkeit dieser Stellung aufmerksam gemacht. Als es sich dann, vor 17 Jahren in der Vorrede zur 1. Aufl. d. B. darum handelte, nach den gerade vorliegenden Kenntnissen eine kurze Uebersicht über die Pilzgruppen zu geben, behielt ich die herkömmliche Zusammenstellung der Uredineen und Ustilagineen unter dem Fries'schen Namen Hypodermii und mit ausdrücklicher Citation dieses Autors bei, weil die damaligen Kenntnisse nicht gestatteten an die Stelle der alten eine sicher fundirte neue Anschauung zu setzen. Dies zur Berichtigung jener Aeusserungen, welche mir die Autorschaft der Fries'schen Hypodermii zuschreiben, oder gar einen Vorwurf daraus machen zu wollen scheinen, dass ich die Hypodermii beibehielt wo es nicht anders ging, und sie aufgab sobald bessere Kenntniss dies erlaubte.

Litteratur.

Protomyces.

de Bary, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze I. Hier die ältere Litteratur: Wolff, Botan. Zeitg. 1874, p. 81. Anmerkung.

Ustilagineae.

Léveillé, Ann. sc. nat. 2. Sér. Tom. XI (1839). — Artikel Urédinées in d'Orbigny's Dict. d'hist. nat.

Tulasne, Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées. Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom. VII (1847).

——, Second Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées. Ibid. 4. Sér. Tom. II.

de Bary, Unters. über d. Brandpilze. Berlin 1853; (hier und bei Tulasne die ältere Litteratur). Flora 1854, p. 648.

J. Kühn, Die Krankheiten der Culturgewächse, 2. unveränd. Aufl. Berlin 1859.

——, Fühling's Landw. Zeitschr. 1879. S. 81. (Nach Just's Jahresber.)

A. Fischer von Waldheim, Beitr. z. Biol. u. Entw. d. Ustilagineen. Pringsh. Jahrb. Bd. VII. (1869).

Hier ausführliche Angaben d. älteren Litteratur u. litterar. Einzelnheiten. Siehe hierfür auch desselben Verf. nicht eigentlich hierher gehörige Arbeit: Les Ustilaginées et leurs plantes nourricières. Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. IV.

de Bary, Protomyces microsporus u. seine Verwandten. Bot. Zeitg. 1874, p. 81. (Entyloma).

R. Wolff, Beitr. z. Kenntn. d. Ustilagineen (Urocystis occulta). Ibid. 1873, pp. 657.

——, Der Brand des Getreides. Halle 1874.

G. Winter, Einige Notizen über d. Familie d. Ustilagineen. Flora 1876, Nr. 10.

J. Schröter, Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen. Cohn's Beitr. z. Biolog. Bd. II, p. 349 u. 435.

E. Prillieux, Quelques observations sur la formation et la germination des Spores des Urocystis. Ann. sc. nat. 6. Sér. T. X (1880).

A. B. Frank, Die Krankheiten d. Pflanzen. Breslau 1880, p. 419 ff.

M. Woronin, in Beitr. zur Morpholog. u. Physiolog. d. Pilze, V. Frankf. 1882. (Tuburcinia u. Keimungen).

M. Cornu, Contributions à l'étude des Ustilaginées. Bull. Soc. Bot. de France. Août 1883. I d. Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. XV (1883).

Ed. Fischer, Beitr. z. Kenntniss d. Gattung Graphiola. Bot. Zeitg. 1883.

Brefeld, Bot. Unters. über Hefenpilze. Leipzig 1883.

Ascomyceten.

Allgemeine Charactere. Sporenfrüchte.

§ 59. Die Angehörigen der immens formenreichen Gruppe, welche Ascomyceten genannt wird, bauen ihren Körper auf aus verzweigten, stets mit Querwänden versehenen Hyphen. Sie sind sämmtlich ausgezeichnet durch die § 19 beschriebene Sporenbildung in Ascis und hiernach benannt. Sieht man ab von den am Schlusse als zweifelhafte Ascomyceten zu betrachtenden Formen, so sind die Asci der Ascomyceten Sporenfrüchte im Sinne des § 33, oder Theile von solchen, im letzteren Falle oft zu mehreren bis sehr vielen zu Hymenien (§ 12) zusammengestellt.

Die Sporenfrüchte entstehen und sitzen bei den einen auf unscheinbarem fädigem Mycelium; sie zeigen dann ihrerseits die im 12. und 13. § erörterten Eigenschaften von Fruchtkörpern. Bei anderen werden sie erzeugt und getragen von grösseren Fruchtkörpern, im Singularis Stroma, fruchttragender Thallus genannt, welche je nach dem Einzelfalle die Gestalt flacher Ausbreitungen, Krusten, laubartiger oder aufrechter und strauchartig

verzweigter Körper annehmen. Die allgemeinen Structur- und Wachsthumsverhältnisse dieser oft stattlichen Bildungen sind ebenfalls oben, § 12, besprochen worden. Bekannte Beispiele derselben sind unter den Pyrenomyceten die polsterförmigen oder häutig ausgebreiteten Stromata der »Sphaeriae compositae«, d. h. die Genera Hypoxylon, Diatrype, Ustulina, Epichloë u. v. a.; die aufrechten Fruchtkörper der Xylarien, Claviceps, Cordyceps, des reich dichotomen Thamnomyces etc. Von Discomyceten gehören vor allen Dingen die mit scheiben- und schüsselförmigen Früchten versehenen Flechtenpilze hierher, sodann die Rhytismen und Verwandte, mit flach scheibenförmigem Stroma, vielleicht auch die merkwürdigen südamerikanischen Cyttarien: kugel- oder keulenförmige, über zollgrosse gelatinöse Körper, deren obere breite Hälfte dicht bedeckt ist mit tief schüsselförmigen Hymenien, von welchen allerdings ungewiss ist ob sie als je eine Sporenfrucht oder nur als Theile der durch den ganzen keuligen Träger dargestellten zu betrachten sind.

Die bis jetzt genauer untersuchten Sporenfrüchte der Ascomyceten lassen fast alle zweierlei Haupt-Baubestandtheile unterscheiden (Fig. 85). Der eine (*c*, *s*, *a*) ist der Ascusapparat; er besteht aus den Ascis nebst den Hyphen oder Zellen, von welchen sie unmittelbar ihren Ursprung nehmen, den ascogenen Hyphen, Schlauchhyphen resp. Zellen. Der andere ist der Hüllapparat; er besteht aus sämmtlichen übrigen Theilen der Frucht. Beide Theile stehen allerdings selbstverständlich in nächster Beziehung zu einander, theils in rein morphologischem Sinne, theils auch in physiologischem, insofern nämlich der Hüllapparat den Ascis meist als Träger, Schutz und Ernährer dient. Die Elemente beider können in der fertigen Frucht auch aufs innigste mit einander vermengt und verflochten und darum thatsächlich selbst schwer trennbar und unterscheidbar sein. Nichtsdestoweniger sind beide Apparate meist von der ersten Anlage oder wenigstens sehr frühem Jugendstadium der Frucht an gesonderten Ursprungs und Wachsthums, so dass von einer ascogenen Hyphe oder Zelle nur gleichnamige Theile resp. Asci, keine Elemente des Hüllapparats entspringen, von letzterem keine Asci. Ausnahmen hiervon sind, soweit genauere Untersuchungen reichen, mindestens sehr selten. Die meisten bisherigen Angaben, nach welchen Asci

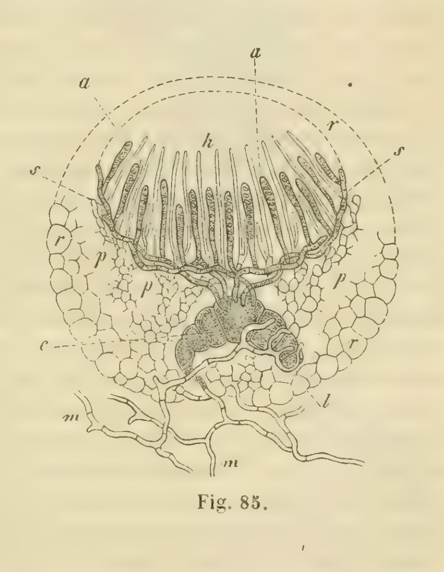


Fig. 85.

Fig. 85. Ascobolus furfuraceus. Junge Frucht im medianen Längsschnitt, nach Janczewski von Sachs schematisch dargestellt. *m* Mycelium. *c* Archicarp, sammt den in der Subhymenialschicht ausgebreiteten ascogenen Hyphen *s* und den Ascis *a* dunkel gehalten. *l* Antheridienzweig. *p*—*r* Hüllgewebe von welchen die Paraphysen *h* entspringen.

und Hüllelemente (speciell Paraphysen) von derselben Hyphe direct entsprängen sind sicher unrichtig; selbst einzelne neue, wie die unten für Pleospora und Ascodesmis anzuführenden noch eingehenderer Untersuchung bedürftig. Wenn aber auch einzelne Ausnahmen wirklich bestehen, und wenn auch für sehr viele Fälle genauere Untersuchung noch vollständig mangelt, so ist doch das gesonderte Nebeneinanderbestehen und Wachsen der beiderlei Apparate als mindestens ganz vorherrschende Regel der Darstellung zum Grunde zu legen.

Vollständiger Mangel des Hüllapparats ist für den von Eidam neuerdings beschriebenen Eremascus, den einfachsten typischen Ascomyceten bemerkenswerth.

Nach der Anordnung und Gestaltung der beiderlei Apparate und dem hieraus resultirenden gröberen Bau kann man drei Hauptformen der Ascomycetenfrucht unterscheiden: die gewöhnlich für die Sonderung der Disco- und Pyrenomyceten als Charactere benutzten Discocarpien oder Apothecien und Pyrenocarpien oder Perithecien, denen consequenter Weise als dritte die geschlossen bleibenden Kleistocarpien hinzuzufügen sind. Die Worte Apothecien und Perithecien gebrauche ich hier in dem von P. A. Karsten, Mycologia fennica eingeführten Sinne. Einzelne Formen oder kleine Gruppen lassen sich keinen dieser drei Typen streng einordnen, sondern sind ihnen als eigenartige Ausnahmefälle anzureihen. Die vorliegenden entwickelungsgeschichtlichen Daten, so lückenhaft sie auch noch sein mögen, lehren übrigens, dass die genannten Typen mehr durch den Habitus im fortgeschrittenen Zustand als durch tiefer greifende Differenzen unterschieden sind.

§ 60. Die Apothecien (Fig. 86—89, vgl. auch Fig. 19, 22, 85 und unten Fig. 99) sind dadurch ausgezeichnet, dass das Hymenium zur Zeit der Bildung und Reifung der Sporen frei an der Oberfläche des Körpers liegt. Das Hymenium selber, Discus, Lamina proligera, sporigera, Fruchtscheibe der herkömmlichen Terminologie, besteht erstens aus den Ascis, und zweitens aus haarförmigen Hyphenzweigen, den Paraphysen. Letztere sind senkrecht zur Oberfläche des Hymeniums gestellt, in dieser Oberfläche in gleicher Höhe endigend, in grosser Zahl dicht gedrängt, durch ihre Wand- oder Inhaltsfärbung gewöhnlich die characteristische Farbe der Hymenialschichte bedingend, nicht selten, zumal in den Hymenien der Lichenenpilze, mit gelatinös verdickten Wänden lückenlos seitlich vereinigt, so dass die Lumina scheinbar einer homogenen structurlosen Gallerte eingesetzt sind. Mit ihren der freien Aussenfläche abgekehrten, also inneren oder unteren Enden entspringen die Paraphysen als Zweige von einem dichten, unter dem Hymenium verlaufenden Hyphengeflecht, der Subhymenialschicht oder dem Hypothecium, welches sich dann noch weiter abwärts fortsetzt in den mehr oder minder massig entwickelten Träger (Receptaculum, Stiel etc.) der Frucht oder wenigstens eine ihr eigene, wenn auch wenig mächtige Aussenhülle (Excipulum).

Die Paraphysen sammt den sie tragenden und erzeugenden Elementen des Hypotheciums und dem Träger oder Excipulum gehören dem Hüllapparat an. In dem Hypothecium aber verlaufen, zwischen die Hüllelemente eingeflochten, die ascogenen Hyphen; in der jungen Fruchtanlage von nachher (§ 63) näher anzugebenden Ursprungsorten aus gegen die Hymenialschicht emporwachsend,

später in reicher, dem eventuellen progressiven Wachsthum des ganzen Körpers folgender Verzweigung nahe der Unterfläche des Discus ausgebreitet und

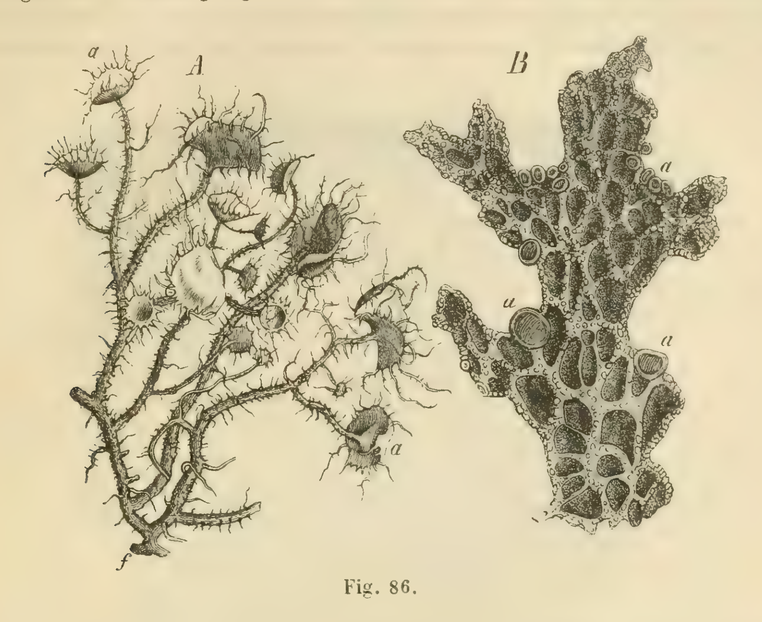


Fig. 86.

die Asci als ihre Zweigenden letzter Ordnung successive zwischen die Paraphysen einschiebend. Bei vielen hierher gehörigen Formen sind die ascogenen Hyphen in der erwachsenen Frucht von den sie umgebenden Hüllelementen schwer durch andere Eigenschaften als die von ihnen allein ausgehende Ascusbildung zu unterscheiden. Bei anderen, zumal vielen (aber nicht allen) Flechtenpilzen, bei welchen sie Schwendener zuerst entdeckte, unterscheiden sie sich von ihrer Umgebung durch grössere Dicke, Protoplasmareichthum und die nach Kalieinwirkung eintretende Blaufärbung ihrer Membranen. —

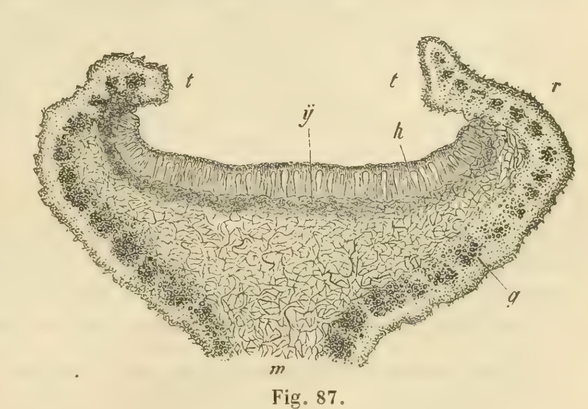


Fig. 87.

Fig. 86. *A* Thallusstück von Usnea barbata, *B* von Sticta pulmonacea, natürl. Grösse. *a* Apothecien *f* Ansatzstelle an das Substrat. Nach Sachs.

Fig. 87. Anaptychia ciliaris. Medianschnitt durch ein Apothecium. *h* Hymenium, *y* Subhymenialschicht und Excipulum. Alles übrige gehört zum Thallus der bei *t* das Exipulum umrandet. *m* Mark-, *r* Rindenschicht, *g* Algen desselben. Vergr. etwa 50, nach Sachs.

Die Ausbildung des Hüllapparates eilt der des Ascusapparates, auch bei gleichzeitiger erster Anlage beider, immer voraus. Von den Theilen des Hymeniums sind daher stets die Paraphysen zuerst vorhanden. Die Asci erscheinen zwischen ihnen erst später, um senkrecht gegen die Oberfläche zu wachsen und



Fig. 88.

diese gewöhnlich erst mit der Reifung der Sporen zu erreichen oder zu überragen (vgl. § 22). Anfangs erscheinen nur einzelne Asci, dann nimmt, durch successive Verzweigung der ascogenen Hyphen, ihre Zahl zu, oft in dem Grade, dass die Paraphysen grossentheils verdrängt und unkenntlich werden.

Die Apothecien tragenden Ascomyceten sind unter dem Namen der Discomyceten und der gymnocarpen Flechten allbekannt. Ihre Sporenfrüchte treten bei den grösseren Formen auf als stattliche Fruchtkörper mit scheitel- oder randwärts progressivem, allerdings nicht unbegrenztem Wachsthum und in keulen-löffelförmiger Gestalt (Geoglossum, Spathulea etc.), als gestielte Hüte (Morchella, Helvella, Leotia, Verpa etc.), — Körper von deren erster Entwickelung allerdings wenig bekannt ist,

Fig. 88. Anaptychia ciliaris. Kleines Stück eines Verticalschnittes durch ein Apothecium. *m* Medullarschicht des Thallus, *y* Subhymenialschicht, *p* Paraphysen, zwischen denselben Asci. Die Ziffern *1*—*4* geben die Folge der Sporenentwickelung an. Vergr. 550; nach Sachs.

welche aber den andern, sogleich zu nennenden Formen auf Grund analogen Baues und des Vorhandenseins von Intermediärformen, besonders der grossen gestielten Pezizen, als Sporenfrüchte zur Seite gestellt werden können. Am characteristischsten und häufigsten ist die Form der rund oder länglich scheibenförmigen, planen, convexen, concaven, in letzterem Falle meist napf- oder becherförmigen Hymenien auf gestieltem oder ungestieltem Träger (Excipulum), wie bei den Pezizen und den meisten gymnocarpen Lichenenpilzen. — Der im allgemeinen progressiv scheitel- oder randwärts fortschreitende Gang des Wachsthums schliesst das Hinzutreten intercalaren Flächenzuwachses nicht aus. Vielmehr tritt dieses thatsächlich sehr oft auf mit mannichfach verschiedener Vertheilung der bevorzugten intercalaren Wachsthumsorte, aus welchen dann mancherlei Veränderungen der ursprünglichen Gestalt der Hymenialfläche, Spaltungen, Prolificationen derselben resultiren können, welch letztere zumal bei Gyrophora in eigenthümlich characteristischer Form von Statten gehen [1]. Für die noch vielfach der genaueren Ermittelung wartenden Details dieser Erscheinungen ist hier auf die Speciallitteratur zu verweisen. Die wichtigste und allgemeinste Erscheinung des intercalaren Zuwachses der Hymenialfläche besteht in der oben schon hervorgehobenen, an allen Punkten lange an-

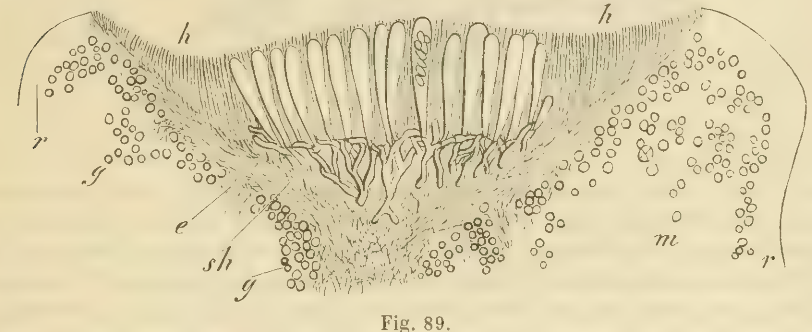


Fig. 89.

dauernden Einschiebung neuer Asci. Ihr verdanken viele Hymenien die lange andauernde Oberflächenvergrösserung.

Manche kleinere scheibenförmige Körper, z. B. von Ascobolus, Pyronema zeigen das marginal progressive Wachsthum nicht oder nur andeutungsweise. Ihre Entwickelung nähert sich in dieser und auch in anderen Beziehungen mehr jener der Pyrenomyceten. In noch höherem Maasse scheint letzteres der Fall zu sein mit den Ascusfrüchten der Hysterineen, Phacidiaceen, deren Bau und Entwickelung noch sehr wenig untersucht sind. Nach Hartig's Angaben über Hypoderma macrosporum und nervisequum und nach eigenen unvollständigen Beobachtungen an einigen Arten von Rhytisma und Phacidium entstehen die Hymenien hier im Inneren dichter, sclerotienähnlicher flacher Pilzkörper (Xylome, vgl. S. 45) und werden mit der Reife dadurch blossgelegt, dass sich die über der Hymenialfläche liegende Gewebeschicht von dieser lostrennt und in der für die einzelnen Genera in der descriptiven Litteratur vielbeschriebenen Form aufreisst. Auch hier sind in dem Hymenium anfänglich nur Paraphysen vorhanden; der Ursprung der zwischen diese tretenden Asci bleibt genauer zu ermitteln.

Fig. 89. Lecanora subfusca. Medianschnitt durch ein junges Apothecium, durch Ammoniak gequollen, etwas schematisirt. *h—h* Hymenium. *e* Excipulum, von welchem die durch senkrecht gegen *h* laufende Striche angegebenen Paraphysen entspringen. *sh* Ascogene Hyphen, von welchen Asci entspringen. *r* Rinden-, *m* Medullarschichte des das Excipulum umrandenden Thallus; die runden Körper sind die in diesem enthaltenen Algenzellen. Vergr. 190.

---

1) Vgl. Krabbe, Bot. Zeitg. 1882, Nr. 5—8.

§ 61. Die Perithecien (Fig. 90, vgl. auch Fig. 44, S. 97, 108) der Pyrenomyceten kann man sich vorstellen wie schüsselförmige Discomycetenfrüchte, welche mit den Rändern zu einem engmündigen Hohlkörper eingebogen sind. Ihre Gestalt ist im allgemeinen rundlich oder flaschenförmig, ihre Grösse selten mehr, meist weniger als 1 mm. Sie werden aussen begrenzt durch die Wand, welche ein ascusführendes Hymenium umschliesst, und im erwachsenen Zustand mit einer der Sporenentleerung (§ 23) dienenden engen Oeffnung, Mün-

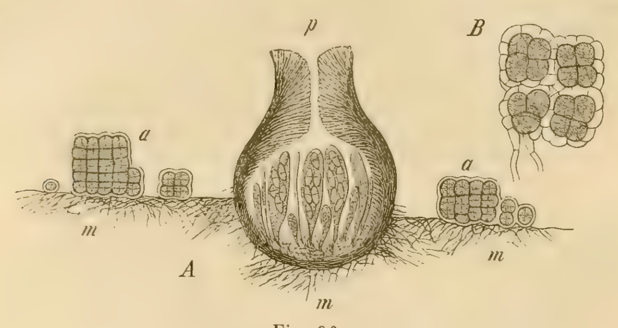


Fig. 90.

dung, Ostiolum, Porus versehen ist, einem die Wand durchsetzenden Canal. Die Mündung liegt gewöhnlich mit Beziehung auf den Ursprungsort des Peritheciums am Scheitel, selten seitlich (Pleurostoma Tul.) oder an der Basis (Melanospora parasitica). Bei vielen Arten ist die Mündungsstelle in einen conischen oder cylindrischen Hals, Tubulus (Tode), ausgezogen, durch dessen Mitte dann der Mündungscanal verläuft, und welcher bei manchen Formen, wie Valseen, Sordarien, Melanospora über 1 mm lang werden kann. Auf der der Mündung abgekehrten Seite sitzen im Innern des Peritheciums die Asci auf ihren Trägern, den ascogenen Hyphen resp. Zellen, und von diesen successive aussprossend, wie bei den Discomyceten. Durch letzteren Umstand wird es möglich, dass auch in dem kleinen Raume mancher Perithecien einige Hundert Asci gebildet werden, indem an die Stelle der entleerten reifen immer wieder neue treten. Die Asci bilden mit einander, ausschliesslich oder wenigstens als die wesentlichsten Theile, ein Hymenium, welches entweder in einer schmalen Fläche der Mündung gegenüber inserirt ist, und in dem die Asci als schmales Büschel parallel und aufrecht gegen die Mündung wachsen, oder aber sich über einen grösseren, selbst den grössten Theil der inneren Wandfläche ausdehnt, von welcher aus die Asci alsdann gegen die Mittellinie des Peritheciums radial convergiren.

Die Asci und ascogenen Organe bilden auch hier allein den Ascusapparat. Alle übrigen Theile gehören dem Hüllapparat an. Ihr Bau ist dementsprechend jenem des Hüllapparats kleinerer, schüsselförmiger Apothecien in den Haupt-

Fig. 90. Thelidium minutulum, nach Stahl. *A* Perithecium vom Thallus getragen. *a* die Algengruppen, *m* im Substrat verbreiteter algenfreier Theil des letztern, *p* Perithecium, median durchschnitten, schematisirt, schwach vergr. *B* eine Algengruppe mit Hyphenumspinnung. Vergr. 480.

zügen ähnlich. Die Wand besteht aus dichtem Hyphengeflecht oder Pseudoparenchym, bei Pleospora, nach Bauke, selbst aus wirklich parenchymartigem Gewebe. Sie ist meist gesondert in eine, nach Einzelfällen verschieden mächtige, derbere, oft sclerotische äussere Schicht, die bei frei auf dem Mycelium stehenden Perithecien Rhizoiden und oft mannichfache andere Haarbildungen erzeugen kann; und eine innere, zart- und oft grosszellige. Bei manchen in Stromata eingesetzten Perithecien, z. B. Dothidea im Sinne Tulasne's, Claviceps, Cordyceps spec., Polystigma ist diese Sonderung nicht oder wenig scharf vorhanden, die Wand vielmehr grösstentheils zartzellig. In früher Jugend ist die Wand rings um die Initialorgane des Ascusapparats und ihre eventuelle unten zu beschreibende Umgebung völlig geschlossen. Die Mündung entsteht erst während des weiteren Wachsthums, als ein Intercellulargang in dem ursprünglich dichten Gewebe; theils schizogen, durch Trennung persistenter Gewebeelemente in Folge entsprechenden ungleichmässigen Wachsthumsganges; theils lysigen, durch Auflösung eines ursprünglich in der Richtung des Canals vorhandenen Gewebestreifens. Beide Processe scheinen oft combinirt zu sein und es ist schwer, jedesmal sicher zu entscheiden, ob neben schizogener Bildung auch die Auflösung kleiner Gewebestreifen vorkommt oder nicht. Vorherrschend schizogen entstehen die Mündungen bei Sordaria, Melanospora, Claviceps, Epichloë, nach Füisting auch bei Eutypa, Stictosphaeria. Die lysigene Entstehung giebt Füisting[1]) an für Diatrype, Verrucaria, Endocarpon, Pyrenula und in besonders auffallender Weise Massaria und Nächstverwandte. Die Perithecien letzterer entstehen nämlich im Innern eines flachen, baumrindenbewohnenden Stroma, und die Mündung kommt zu Stande durch Desorganisation und schliessliches Schwinden eines relativ mächtigen, aussen über dem Scheitel des Peritheciums stehenden Gewebestreifens sammt den von diesem eingeschlossenen Gewebtheilen der Baumrinde.

Der Hals entsteht selbstverständlich als ein Fortsatz der Wand, zumal ihrer äusseren Schichten; in besonders auffallender Weise tritt dies hervor bei manchen im Inneren des Thalluskörpers entwickelten Perithecien, z. B. Xylaria, Valseen, Verruaria, Endocarpon, Pyrenula spec.[2]), wo er die Thallusoberfläche durchbohrend ins Freie tritt. Je nach Species und Genera ist seine Entwickelung in frühen Lebensstadien rasch vollendet, oder er ist, unter bestimmten Bedingungen eines langdauernden (apical progressiven oder intercalaren) Längenwachsthums fähig und während desselben, zumal bei Sordaria[3]) in hohem Grade heliotropisch.

Die Asci sind an den oben bezeichneten Orten der zartzelligen Innenwand inserirt und die ascogenen Hyphen, resp. Zellen, zwischen die Elemente letzterer eingeschoben oder ihnen direct angesetzt. Jene erfüllen den Innenraum des Peritheciums, mit Ausnahme des Halses, mindestens zum grössten Theile. Was von ihnen frei gelassen bleibt, wird erfüllt von Hyphenzweigen, die von der inneren Wandschicht aus gegen die Mittellinie des Peritheciums oder über

---

1) Bot. Zeitg. 1868, p. 369, 641.
2) Füisting, Bot. Zeitg. 1868, p. 641.
3) Woronin, Beitr. II.

dieselbe hinaus wachsen. Sie stehen theils zwischen den Ascis und werden alsdann Paraphysen genannt, wie bei den Discomyceten; dieselben stehen auch im übrigen zu den Ascis in dem gleichen Entwickelungsverhältniss wie dort, insofern sie Theile des Hüllapparates sind, zuerst ausgebildet und die Asci später zwischen sie eingeschoben werden. Anderentheils können sie auch den ascusfreien Theil des Peritheciums, den Mündungscanal nicht ausgeschlossen, auskleiden und heissen alsdann, nach Füisting, Periphysen. Letztere stellen in dem Mündungs- resp. Halscanal dicht gedrängte gleichhohe Härchen dar, die von allen Seiten her schräg aufwärts gegen die Mittellinie des Canals convergiren und hier einander mit den Enden bis fast zur Berührung nahe kommen. Unterhalb der Innen-Mündung des Canals, in dem hymeniumfreien Theil des Perithecienraumes bleibt ihre Richtung und Anordnung entweder die gleiche wie im Canal selbst, z. B. Chaetomium, Sordaria fimiseda; oder sie sind abwärts gegen die Mitte und gegen das Hymenium gerichtet (Fig. 90). Nach den vorliegenden Daten fehlen Periphysen selten vollständig; doch kommt dies nach Füisting z. B. bei Massaria-Arten vor.

Häufiger ist völliges Fehlen der Paraphysen zwischen den Ascis, welch letztere dann also allein das Hymenium bilden; so z. B. bei Sordaria, Melanospora, Claviceps, Epichloe, Chaetomium (Zopf), Sphaeromphale, Dermatocarpon-, Endocarpon-, Verruraria-Arten (Winter, Füisting). Weitere Einzelheiten mögen in der Speciallitteratur nachgesehen werden, deren Angaben aber oft mit Vorsicht aufzunehmen sind, weil Paraphysen, Periphysen u. s. w. oft zart, vergänglich oder auch bei minder vorsichtiger Untersuchung leicht zu übersehen und zu verwechseln sind, woraus Irrthümer resultiren können, zumal bei nicht ganz günstigem Entwickelungszustand des Materials oder der Beobachter.

Wie oben hervorgehoben wurde, ist die Wand oder Aussenwand des Peritheciums meist derb, oft sehr hart und fest. Was von ihr eingeschlossen wird, ist dagegen durch relative Weichheit, meist grosse Quellbarkeit in Wasser ausgezeichnet. Oeffnet man ein Perithecium, so tritt es aus der festen Wand vor, wie ein weicher Kern aus seiner Schale. Dies der Sinn des alten Namens Kern, Nucleus des Perithecium; derselbe fasst alle die angedeuteten weichen Theile zusammen, in erster Linie also allerdings die Asci, aber auch Paraphysen, Periphysen, Hypothecium und eventuell weiche Wandschichten, er entbehrt also einer strengen morphologischen Begründung.

§ 62. Die Früchte der kleistocarpen Ascomyceten sind, wie der Name andeutet, von einer Wand umgeben, welche auch zur Zeit der Sporenreife geschlossen, ohne Mündung bleibt, so dass die Sporen nur durch von aussen kommende die Wand sprengende Einwirkungen oder durch Verwitterung frei werden. Innerhalb dieser allgemeinen Charactere sind die Einzelformen sehr verschieden. Eine Anzahl derselben sind, nach allen übrigen Eigenschaften, nichts weiter als zum Theil sehr einfache mündungslose Pyrenomycetenperithecien. Unter den von Zopf genau studirten Chaetomien giebt es sogar eine Species, Ch. fimeti, welche von allen Nächstverwandten durch solche Mündungslosigkeit abweicht. Andere entfernen sich von typischen Perithecien noch durch andere Besonderheiten ihres Baues; so die der Erysipheen, von Eurotium, Penicillium, welche hier nur kurz erwähnt sein mögen, weil sie

später ausführlicher beschrieben werden müssen. Auch die Früchte von Sphaerophoron, welche in Tulasne's Abbildungen (Mém. s. l. Lichens) ihrem Bau nach dargestellt, in ihrer Entwickelung aber noch zu untersuchen sind, mögen hier genannt werden. Immerhin kann man alle diese Früchte den Perithecien noch als mehr oder minder abweichende oder vereinfachte Fälle anschliessen. Ganz verschieden von jenen ist dagegen der Bau der Fruchtkörper von Elaphomyces, den Tuberaceen, Onygena, Myriangium. Man kann dieselben, da die frühen Entwickelungszustände noch zu wenig bekannt sind, den Sporenfrüchten der Ascomyceten überhaupt nur auf Grund der Ascusbildung und einiger anderen Analogien und Aehnlichkeiten zuzählen; ob sie den übrigen mit Recht als homolog betrachtet werden, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Mit diesem Vorbehalt, und weil bei den nächstfolgenden entwickelungsgeschichtlichen Darstellungeu kaum mehr auf sie zurückzukommen ist, mag eine kurze Beschreibung hier eingeschaltet werden.

1. **Elaphomyces.** Die reifenden, bis nussgross werdenden Früchte sind runde Hohlkörper mit ringsum geschlossener — herkömmlicher Weise Peridium genannter Wand, welche das sporenführenden Gewebe »Gleba« umschliesst. Die Wand wird einige Millimeter dick und besteht aus zwei fest verbundenen concentrischen Schichten. Die innere derselben (Peridium im engeren Sinne nach Vittadini) ist ein mächtiges, dichtes Geflecht von manchmal sehr derbwandigen Hyphen. Die äussere (Cortex Vittad.) ist dünner, je nach den Arten von verschiedener Consistenz und entweder glatt oder warzig, haarig, stachelig. Ihr Bau wechselt gleichfalls nach den Species und ist für die meisten derselben noch nicht genauer beschrieben. Bei E. granulatus ist sie hart, spröde und mit Warzen dicht besetzt; die Mitte einer jeden dieser besteht aus einer kegelförmigen Gruppe unregelmässig gestalteter und mit überaus stark verdickten, lebhaft gelben Wänden versehenen Zellen. Die Basen dieser Kegel sitzen der Innenschicht unmittelbar auf und berühren einander seitlich. Die Zwischenräume zwischen den Kegeln und die Gipfel derselben werden theilweise ausgefüllt, beziehungsweise bedeckt von einem lückenlosen, aus vielen zur Oberfläche concentrischen Lagen vierseitig prismatischer Zellen bestehenden Gewebe; innerhalb einer jeden Lage sind die Zellen in Reihen geordnet, welche von jedem Kegel aus strahlig divergiren und in den Zwischenräumen mit den von benachbarten Kegeln ausstrahlenden zusammenstossen. Ein der Oberfläche paralleler Schnitt ist somit aus zierlichen, von strahligen Zellreihen gebildeten rundlichen Facetten zusammengefügt, deren jede in ihrer Mitte eine Gruppe derber lebhaft gelber Zellen zeigt.

Von der Innenseite des Peridiums entspringt allenthalben ein die Gleba durchsetzendes, locker verfilztes Geflecht dünner langgliederiger Hyphen; hie und da sind diese, zumal bei jüngeren Exemplaren, wohl zu grösseren Platten oder Strängen dichter vereinigt, distinct abgeschlossene Kammern jedoch nicht vorhanden. Die Lücken des dünnfädigen Geflechtes sind allenthalben locker ausgefüllt von ascogenen Hyphen, die zwei- bis dreimal dicker als die ersterwähnten, kurzgliederig, vielfach zu Knäueln verflochten sind und an ihren Zweigenden die Asci tragen. Mit der Sporenreife wird das ganze ascogene Gewebe gallertig aufgelockert und verschwindet, das dünnfädige Geflecht bleibt als zartes »Capillitium« zwischen trockenem massigem Sporenpulver zurück. Ueber die Asci und die Reifung der Sporen vgl. oben, S. 86 u. 105. Die Sporen sind gross, kugelig und durch die enorme Dicke ihrer Wand ausgezeichnet. Diese erreicht eine Dicke von über $^{2}/_{3}$ des Sporenhalbmessers; sie besteht der Hauptmasse nach aus einer dicken, gelatinösen, geschichteten, farblosen Membran, welche aussen von einem dünnen, aber derben, dunkel gefärbten Epispor bedeckt wird. Einzelheiten vgl. bei Tulasne, fungi hypog. und de Bary, Fruchtentw. der Ascomyceten. Die Keimung der Sporen ist nicht beobachtet.

Ueber frühe Entwickelungsstadien von Elaphomyces liegen nur wenige Beobachtungen vor.

Die jüngsten Fruchtträger von E. granulatus, welche ich gefunden habe, sind $1^{1}/_{2}$ bis 2 mm grosse, kugelige Körperchen, welche im Inneren eines dichten, schmutzig gelben

fädigen Myceliums sitzen. Ihre Oberfläche ist mit einer Corticalschichte überzogen, welche die gleiche Dicke, Farbe und warzige Oberfläche zeigt, wie bei erwachsenen Exemplaren, und aus einem zartwandigen, unordentlichen Pseudoparenchym besteht, dessen Elemente vielfach mit den Myceliumfäden in continuirlichem Zusammenhange stehen. Die Corticalschichte umgiebt eine aus dicht verflochtenen zarten Hyphen gebildete, den ganzen inneren Raum ausfüllende Gewebemasse, welche allenthalben den gleichen Bau, nur in verschiedenen Regionen verschiedene Farbe zeigt; eine kleine, centrale Portion ist weisslich, diese wird umgeben von einer schmutzig violetten Schichte, und eine zwischen letzterer und dem Cortex liegende schmale Zone hat wiederum weisse Farbe. Wie spätere Zustände zeigen, wird die weissliche Centralmasse zur Gleba, das übrige zum Peridium. Die beschriebene Structur und das Grössenverhältniss der einzelnen Regionen bleiben die gleichen, bis der Körper stark erbsengross ist. Noch grössere Exemplare zeigen die Gleba in höherem Maasse als das Peridium vergrössert, zwischen den dünnen Fäden ihres urspünglichen Geflechtes beginnt die Entwickelung der ascogenen Hyphen, und bald macht die Gleba die Hauptmasse des Körpers aus, der allmählich bis zur Nussgrösse heranwächst. Während somit der Umfang des Peridium gewaltig wächst, nimmt seine absolute Dicke gleichzeitig noch zu oder doch jedenfalls nicht ab. Die Structur der Innenschicht, insonderheit die Dicke ihrer Hyphen, bleiben hierbei unverändert; auch die Zellen der Corticalschichte werden nur etwa um die Hälfte grösser, als in dem beobachteten ersten Stadium, die Warzen vermehren sich derart, dass sie bei wenig veränderter Grösse die Oberfläche stets dicht bedecken, und zwar geschieht ihre Vermehrung dadurch, dass sich eine in zwei oder mehrere spaltet. Alle diese Daten zeigen, dass das Wachsthum hier bis in späte Entwickelungsstadien durch eine in allen Theilen gleichzeitig dauernde Neubildung von Zellen geschehen muss. Tulasne's Darstellungen stimmen mit dem eben Gesagten überein, bis auf die Angabe, dass die jungen Exemplare zuerst hohl sein sollen — eine Differenz, welche vielleicht in Verschiedenheiten der untersuchten Species ihren Grund hat. Nach allen diesen Daten scheint bei Elaphomyces eine Sporenfrucht vorzuliegen mit einem überaus mächtigen Hüllapparat, welcher aus sämmtlichen beschriebenen Theilen mit Ausnahme der ascogenen Hyphen besteht. Das Ganze erinnert an die Frucht von Penicillium, wie die unten folgende Beschreibung dieser zeigen wird.

2. Die Fruchtkörper der **Tuberaceen** haben die Gestalt von Knollen, welche entweder mit einer deutlichen Basalportion dem Mycelium aufsitzen (z. B. Terfezia, Delastria) oder (z. B. Tuber) in der Jugend ringsum von dem Mycelium eingehüllt sind und mit ihm zusammenhängen, während dasselbe zur Zeit der Reife verschwunden ist und der Fruchtkörper alsdann nackt und frei im Boden liegt.

Ihre Oberfläche ist entweder (abgesehen von den vielfach vorkommenden Warzen und Rauhigkeiten) glatt und nur mit ganz unregelmässigen, so zu sagen zufälligen grösseren Unebenheiten versehen (z. B. Tuber aestivum, melanospermum u. s. w., Terfezia) oder sie zeigen typische, grubige Vertiefungen oder enge und tief einspringende, gyrös gewundene Furchen (z. B. Hydnobolites, Genabea). Der Fruchtkörper besteht im einfachsten Falle, nämlich bei H y d n o b o l i t e s, aus einem fleischigen, von dicht verflochtenen Hyphen gebildeten Gewebe, dem allenthalben zahlreiche, den Hyphenästen aufsitzende Asci eingelagert sind; nur die oberflächlichste Gewebeschicht stellt eine Art Wand oder Peridium dar, einen zarten, aus sterilen Hyphen bestehenden Flaum.

In einer zweiten Reihe von Formen unterscheidet man eine sterile Grundmasse und zahlreiche dieser eingebettete Gruppen oder Nester fertilen, d. h. Asci enthaltenden Gewebes. Letzteres besteht aus einem mehr oder minder dichten Hyphengeflechte, welchem die von Zweigenden entspringenden Asci in grosser Zahl ordnungslos eingebettet sind. Jenes füllt die Räume zwischen den fertilen Gruppen aus in Form breiter, weitaus die Hauptmasse des Körpers bildenden Streifen (G e n a b e a) oder relativ schmaler Platten, welche auf Durchschnitten das Bild reich und oft fein verzweigter Adern gewähren (T e r f e z i a, D e l a s t r i a). Aussen wird der Körper von einer verschieden dicken Lage sterilen Gewebes als von einem Peridium umzogen, von der die Adern und Streifen im Inneren entspringen; die Hyphen der fertilen Gruppen nehmen von den angrenzenden sterilen ihren Ursprung.

Ein dritter Typus wird durch die Gattung Balsamia dargestellt. Die Oberfläche des Körpers wird hier von einem dicken, überall geschlossenen Peridium umzogen, und der Innenraum ist in viele eng gewundene, luftführende Kammern getheilt mittelst dicker Gewebeplatten, welche von dem Peridium entspringen. Die Wand der Kammern ist mit einer Hymenialschichte ausgekleidet, deren Elemente ungefähr senkrecht auf jener stehen.

Eine ähnliche Structur wie die soeben beschriebene kommt der Gattung Tuber, oder doch wenigstens mehreren Arten derselben (T. rufum, mesentericum, excavatum u. a., Tulasne f. hyp. Tab. XVII, XVIII) in der Jugend zu, nur dass die Kammern sehr eng und ungemein reichlich gewunden und verzweigt sind. Schon in frühen Stadien wachsen aber Hyphen des angrenzenden Gewebes in den Raum der Kammern hinein, um denselben vollständig auszufüllen in Form eines dichten, in den Interstitien lufthaltigen und daher weissen Geflechtes. Gleichzeitig nimmt die Hymenialschichte der Kammerwände an Dicke beträchtlich zu und erhält die Beschaffenheit eines massigen, allenthalben Asci tragenden, unordentlichen Geflechtes. Die Mittelschicht der Kammerwände behält bei manchen Arten ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei. Diese Verhältnisse bedingen

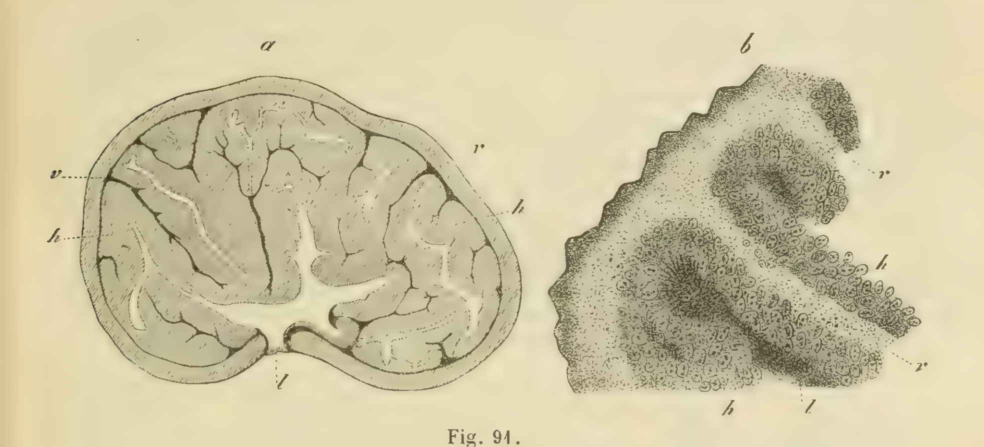


Fig. 91.

das characteristische, marmorirte Aussehen des Durchschnittes einer reifen oder reifenden Trüffel (Fig. 91): in einer dunkelfarbigen Grundmasse, dem fertilen Geflechte, verlaufen zweierlei verzweigte Adern, dunkel gefärbte und daher wenig auffallende, welche den Kammerwänden entsprechen und keine Luft enthalten (Venae lymphaticae, Veines aquifères Tul., Venae internae Vittadini) und weise, luftführende (Veines aërifères, Venae externae). Erstere entspringen immer von der Innenfläche des Peridiums. Letztere (und wahrscheinlich schon die Hohlräume, durch deren Ausfüllung sie entstehen) reichen an einzelnen Stellen bis zur Oberfläche des Peridiums, münden daselbst gleichsam nach aussen; und zwar geschieht dies entweder an ordnungslos über die Oberfläche zerstreuten Orten, oder so, dass sich die Adern von allen Seiten her in einen an einem bestimmten Punkte des Umfanges mündenden Hauptstrang vereinigen. Manche Tuberarten (z. B. T. dryophilum, rapaeodorum) lassen nur Luftadern in der überall gleichmässig von Ascis durchsetzten Grundmasse unterscheiden; wenigstens in ihren bis jetzt bekannten Entwickelungsstadien.

Fig. 91. Tuber rufum Pico. Nach Tulasne fung. hypog. *a* kleines Exemplar, halbirt, 5mal vergr. in reflectirtem Lichte. Die weissen Adern, *l*, luftführend, die schwarzen, *v*, flüssigkeitführend. *h* Hymenialgewebe. *b* dünner Schnitt durch ein junges Exemplar, bei durchfallendem Licht, 15mal vergr. Buchstaben wie in *a*.

Was den feineren anatomischen Bau der Tuberaceen betrifft, so ist dem Gesagten noch hinzuzufügen, dass die peripherische, als Peridium bezeichnete Schichte eine meist mächtige, dichte, pseudoparenchymatische Gewebemasse darstellt. Die äusseren Zellenlagen derselben sind in den meisten Fällen mit verdickten und der braunen bis schwarzen Farbe der Oberfläche entsprechend gefärbten Wänden versehen, seltener sind sie zartwandig und die Oberfläche von abstehenden Haaren bedeckt (Tuber rapaeodorum u. a.). Mit Ausnahme von Stephensia, deren Peridium scharf von einander abgesetzte Schichten zeigt, gehen die äusseren Zellenlagen ganz allmählich in die inneren über und diese ebenso in die zwischen dem fertilen Gewebe verbreiteten sterilen Adern und Streifen. Letztere zeigen entweder (Genabea) den gleichen pseudoparenchymatischen Bau wie das Peridium; oder, in den meisten Fällen, lassen sie einen Verlauf ihrer Hyphen erkennen, welcher dem der Adern folgt. In dem als das fertile bezeichneten Gewebe scheinen auch hier ascogene Hyphen in strenger Sonderung eingeflochten zu sein zwischen andere, als Paraphysen zu bezeichnende. Es fällt ferner oft bei Tuber sowohl als bei Elaphomyces auf, dass ein junger Ascus auf einer Einknickung der ihn tragenden Hyphe sitzt, derart dass er gleichsam von zwei Stielchen getragen wird, etwa wie der unten bei Eremascus zu beschreibende. Schon Tulasne stellt solche Bilder dar. Dr. Errera hat mich neuerdings auf diese Erscheinung aufmerksam gemacht. Hiernach kann wenigstens gefragt werden, ob hier etwa die Entwickelung des Ascus jener bei Eremascus gleich oder ähnlich ist. Alles das ist noch zu untersuchen.

Die Gattungen Hydnocystis, Hydnotria und Genea sind hier unberücksichtigt geblieben, weil ihre genauere Betrachtung zu sehr in descriptive Einzelheiten führen würde; hier mag die Bemerkung genügen, dass sie in ihrem ganzen Bau die Mitte halten zwischen Tuberaceen und den typischen Discomyceten, speciell Pezizen. Sie zeigen augenscheinlich eine nahe Verwandtschaft beider Gruppen an.

Nach den wenigen Daten, welche wir Tulasne verdanken, entstehen die Fruchtkörper von Tuber, wie schon oben erwähnt wurde, im Inneren eines Myceliumgeflechtes. Schon in sehr früher Jugend sind an ihnen die verschiedenen Regionen und Gewebe von einander gesondert; bei hanfsamengrossen Exemplaren von Tuber mesentericum zeigt die Oberfläche schon den Bau und die schwarze Farbe erwachsener Exemplare. Viel mehr kennt man nicht.

Eine vollständige Entwickelungsgeschichte dieser unterirdischen Gewächse wird wohl auf sich warten lassen, bis es gelungen ist, sie zu cultiviren.

3. **Onygena** corvina A. S. wächst auf Raubvogel-Gewölle und bildet an dem in diesem verbreiteten fädigen Mycel gestielt-kugelige Fruchtkörper. Der Stiel streckt sich auf 7—10 mm Länge und wird gegen 1 mm dick. Er besteht aus dicht verbundenen longitudinal parallelen Hyphen. Er trägt auf dem Scheitel den kugeligen Sporenbehälter, der einen Durchmesser von etwa 2 mm erreicht und sein dichtes Hyphengeflecht differenzirt in eine flockig-unebene, locker pseudoparenchymatische, vielschichtige Wand oder Peridie und die von dieser umschlossene sporenbildende Gleba. Diese hat abgeplattet kuglige Gesammtform. Sie besteht aus dicht verflochtenen reichlichst verästelten Hyphen, an deren Zweigenden in dicht büscheliger Häufung überall unzählige Asci entspringen. Dieselben sind relativ klein, oval, und bilden je 8 ellipsoide zarte Sporen, welche nach der Reife durch Schwinden der Ascusmembran frei werden. Ist die ganze Sporenmasse reif, so trocknet der Körper aus, die Peridie trennt sich ringsum wie eine Kappe los und fällt leicht ab, um die zimmtbraunen Sporen aus den flockigen Resten der ascustragenden Hyphen ausstäuben zu lassen. Die robustere O. equina P. zeigt nach Tulasne ganz ähnlichen Bau.

4. **Myriangium** Durieui bildet einen auf Baumrinden wachsenden, einen bis einige Millimeter grossen, flachen, schwarzen Thallus, welcher aus ziemlich gleichförmigem engzelligem Pseudoparenchym mit braunen Zellwänden aufgebaut ist. Die Sporenfrüchte sind nach aussen vorragende Protuberanzen. Sie bestehen nach Millardet's Untersuchung aus jenem des Thallus ähnlichem, nur zarterem Pseudoparenchym, zwischen dessen Zellen, in meist ziemlich weiten Abständen von einander, kugelige Asci überall eingesetzt sind. In den frühesten untersuchten Stadien nimmt der so beschaffene Fruchtkörper die Mitte einer runden Thallus-Protuberanz ein. Er wächst dann durch andauernde Neu-

bildung in einer seine — gegen das Substrat sehende — Innenseite umziehenden meristematischen Gewebeschicht. Von dieser aus werden successive neue ascusführende Parenchymlagen gegen die Aussenseite geschoben. In Folge des hierdurch geübten Druckes zerreisst das hier befindliche ursprüngliche Thallus-Gewebe und das somit blossgelegte ascusführende bröckelt ab in dem Maasse, als neues nachgeschoben wird. Die hohe Quellbarkeit der Membranen der reifen Asci, welche in den älteren Gewebeschichten enthalten sind, fördert die Ablösung. Die jüngsten Asci liegen nahe der Meristemschichte zwischen den Zellen des Pseudoparenchyms und sind von diesem zunächst nur durch reichlicheren Protoplasmainhalt unterschieden. In dem Maasse, als sie nach aussen rücken, wachsen sie auf das 8—10fache der ursprünglichen Durchmessergrösse heran und bilden acht vielzellig-zusammengesetzte Sporen, deren Keimung so wenig wie weitere Entwickelungsdetails bekannt ist.

Entstehung der Sporenfrucht.

§ 63. Die erste Entstehung der Ascomycetenfrucht ist derzeit für relativ wenige Formen genau studirt, weil die Aufsuchung und klare Präparation der ersten Anfänge in den meisten Fällen erhebliche Schwierigkeiten findet, theils in der geringen Grösse der in Frage kommenden Theile, theils in der schwer zu entwirrenden Hyphenverflechtung. Immerhin kennt man sie für eine Anzahl von Formen aus jeder Hauptabtheilung und zwar innerhalb einer jeden dieser mit erheblichen, in den wesentlichsten Zügen überall wiederkehrenden Verschiedenheiten selbst zwischen solchen Formen, die einander im fortgeschrittenen Zustande sehr ähnlich sind. Zwischen den extrem verschiedenen Fällen lassen sich übrigens jetzt schon intermediäre erkennen. Insgesammt ordnen sie sich folgendermaassen.

1. Eremascus albus hat Eidam einen kleinen, in Nährlösungen cultivirbaren Schimmelpilz genannt, mit fädigem, septirt vielzelligem Mycelium. Zur Fruchtbildung (Fig. 92) treiben zwei aneinander grenzende Zellen dieses, dicht neben der sie trennenden Querwand, einen Seitenzweig (*a*). Beide Zweige stehen von Anfang an in Berührung, sie sind einander ganz gleich und wachsen, einander schraubig umwindend, auf eine, den Querdurchmesser des Mycelfadens um das 10fache oder mehr übertreffende Länge heran (*b*). Dann hört ihr Längswachsthum auf. Sie grenzen sich durch eine Querwand

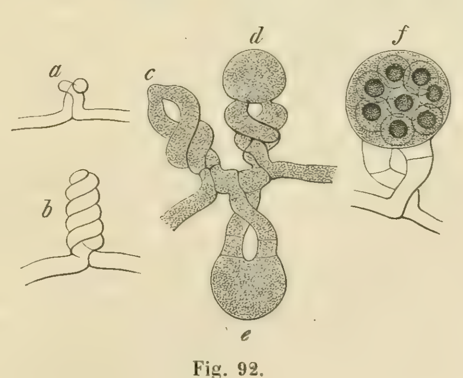


Fig. 92.

Fig. 92. Eremascus albus. Nach Eidam. *a* erster Anfang der Fruchtanlage, *b*—*f* weitere Entwickelung in der Folge der Buchstaben. In *f* der Ascus erwachsen und die Sporen in ihm angelegt. Vergr. 900.

von ihren Trägern ab und copuliren dann mit ihren Scheiteln, indem an der Berührungsstelle die Membran schwindet und die beiderseitigen Protoplasmakörper in einen verschmelzen (*c*). Diese Copulationsstelle wächst nun zu einer kugeligen Blase heran, welche, nachdem das Protoplasma des Paares in sie eingewandert ist, sich durch Scheidewände abgrenzt und als Ascus 8 keimfähige Sporen bildet (*d*—*f*). Die Entstehung dieser scheint, soviel aus Eidam's wenig eingehender Beschreibung zu entnehmen ist, nach dem § 19 beschriebenen Modus zu geschehen. Weitere Complicationen finden bei dieser Fruchtbildung nicht statt.

2. An dem Mycelium oder an vegetativen Hyphen im Thalluskörper entstehen als Zweige distincte Archicarpien, einzeln, selten gruppenweise (Pyronema, Physma). Das Archicarp ist je nach Species eine einfache Zelle, oder häufiger eine Zellreihe, entweder schraubig gekrümmt oder von anderer Gestalt. Ausschliesslich aus dem Archicarp geht der gesammte Ascusapparat der Frucht hervor. Bei Podosphaera wird durch Quertheilung des einzelligen Archicarps ein einziger, von einer kurzen Stielzelle getragener Ascus gebildet, bei den übrigen Formen sprossen ascogene Hyphen als Zweige aus dem Archicarp hervor oder theilen sich die Zellen des letzteren in ascogene, d. h. zu Ascis aussprossende Tochterzellen. An der Bildung des Hüllapparats, d. h. Wand, Receptaculum, Excipulum, Paraphysen etc. bleibt das Archicarp unbetheiligt. Dieser Apparat nimmt vielmehr seinen Ursprung aus Hyphenzweigen, welche in seiner Umgebung (meist an der Basis) entspringen und den Ascusapparat in je nach Species bestimmter Form umwachsen. Nach dieser specifisch ascogenen Function kann das Archicarp hier als Ascogon bezeichnet werden. Auch Carpogon ist es genannt worden. Von kleistocarpen und pyrenocarpen Formen gehören hierher die Erysipheen, Eurotium, Penicillium, Sordaria (Hypocopra) Melanospora parasitica; von gymnocarpen und discocarpen Gymnoascus, Pyronema, Ascobolus und die von Stahl untersuchten Collemaceen (Collema, Synechoblastus, Leptogium, Physma etc.).

In einer Anzahl hierher gehöriger Fälle tritt mit dem Archicarp bevor es zum Beginn der Ascusbildung fortschreitet, ein distincter Antheridienzweig in characteristischer Form in Verbindung. So besonders bei Pyronema, den Erysipheen, Hypocopra, Gymnoascus, Eurotium. Bei Pyronema findet, bevor die Weiterentwickelung beginnt, zwischen Antherideenzweig und Archicarp, mittelst eines diesem angehörigen besonderen Apparates (Trichogyn), eine Copulation, Vereinigung des beiderseitigen Protoplasmas statt; das gleiche geschieht in minder auffallender Form bei Eurotium. Bei den Collemaceen entstehen die Antheridienzweige getrennt von den Archicarpien, in besonderen Lagern oder Behältern, den Spermogonien und schnüren kleine sporenähnliche Zellen ab, die Spermatien. Diese werden zu dem Archicarp und zwar einem distincten zu ihrer Aufnahme dienenden Fortsatze desselben, dem Trichogyn geführt und treten mit diesem in Copulation. Diese Erscheinungen entsprechen, zum Theil bis in die — unten zu beschreibenden — Einzelheiten den anderweitig für bestimmt sexuelle Organe und Processe bekannten, und ohne sie unterbleibt thatsächlich die Fruchtent-

wickelung. Die beschriebenen Organe der Ascomyceten sind daher in den hervorgehobenen Fällen als Sexualorgane zu betrachten, die Archicarpien als die weiblichen, die Antheridienzweige resp. Spermatien als die männlichen.

Bei den Erysipheen, Penicillium, Sordaria, Gymnoascus ist die Copulation nicht beobachtet, wohl aber die sowohl ausnahmslos constante als feste Vereinigung der beiderlei Organe. Ihre sexuelle Function ist daher zwar nicht sicher erwiesen, aber als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

Weniger constant und distinct sind die Antheridienzweige bei Ascobolus und Melanospora. Sie sind, wenigstens nach den bisherigen Untersuchungen, von den ersten das Archicarp umwachsenden Hüllfäden nicht scharf zu unterscheiden; die sexuelle Function der in Frage kommenden Organe muss daher hier dahingestellt bleiben. Bezüglich der Homologien ist hierdurch nichts präjudicirt, wie in § 66 erörtert werden soll.

3. In dem dichten Thalluskörper von Polystigma rubrum und fulvum wird ein jenem von Collema sehr ähnliches Archicarp gebildet, welches auch hier später die ascogenen Hyphen ausschliesslich erzeugt. Spermogonien und Spermatien sind gleichfalls vorhanden, die Vereinigung letzterer mit dem Archicarp jedoch nicht sicher beobachtet, vielleicht nur wegen der grossen Zartheit der Spermatien. Das Archicarp tritt hier ferner auf im Innern eines zuerst, als Neubildung, in dem Thallus entstandenen zarten (pseudoparenchymatischen) Hyphenknäuels, welches Fruchtprimordium heissen mag, aus welchem sich später unter Neubildungs- und Resorptionserscheinungen, der Hüllapparat der Frucht entwickelt. Das Archicarp ist eine lange, vielgliederige, gewundene Zellreihe. Es gleicht hierin dem der Collemaceen und wie bei diesen tritt sein eines Ende als Trichogyn über die Thallusfläche ins Freie, während die inneren Windungen in dem Primordium liegen. Bevor die Ascusbildung beginnt, findet man dieselben, in ein- bis mehrzellige Stücke zergliedert, in dem künftigen Hypothecium vertheilt um von hier aus die ascogenen Hyphen als Zweige zu bilden; das nach aussen tretende Trichogyn-Stück aber geht ohne directe Betheiligung an der Ascusbildung zu Grunde. Wie die unten folgende Specialbeschreibung näher zeigen wird, sind alle Erscheinungen den bei den Collemaceen durchaus ähnlich, mit Ausnahme der (wohl noch) nicht nachgewiesenen Spermatienvereinigung und des von Anfang an vorhandenen das Archicarp bergenden Primordium.

4. Den Vorgängen bei Polystigma sind wiederum ähnlich die bei Xylaria beobachteten. Zuerst im Thallus das Auftreten eines zarten primordialen Hyphenknäuels; dann im Innern dieses einer gewundenen grosszelligen dem Archicarp von Polystigma ähnlichen Zellreihe (Füistings Woronin'scher Hyphe); endlich im Hypothecium vertheilter Zellgruppen denen die Asci entsprossen, während die Woronin'sche Hyphe, zum grossen Theile jedenfalls desorganisirt wird und schwindet. Es fehlt aber hier erstlich die Beobachtung eines aus dem Primordium vortretenden Stückes der Woronin'schen Hyphe, eines Trichogyns, und hiermit im Zusammenhang die des Zutritts etwaiger Spermatien; und zweitens der Nachweis des genetischen Zusammenhangs der im Hypothecium vertheilten ascogenen Zellen mit der Woronin'schen Hyphe. Bei der Schwerzugänglichkeit ganz junger Entwickelungsstadien dieser

Pilzfrüchte bleibt nach den vorliegenden Daten die Möglichkeit offen, dass sowohl Polystigma als Xylaria sich in der That Collema gleich verhalten und nur bestimmte Anfangs- und Zwischenzustände derzeit noch unbekannt sind, zumal man eventuell als Spermatien zu deutende Organe auch für Xylaria kennt. Wenn aber die vorliegenden Daten den vollständigen Sachverhalt enthalten, dann ist Xylaria von Polystigma — und selbstverständlich noch mehr von allen unter 2 berührten Formen — dadurch verschieden, dass die ascogenen Zellen und Hyphen nicht aus einem distincten Archicarp entspringen, sondern, gleichwie die Paraphysen, aus Theilen des Primordiums; während das, als Woronin'sche Hyphe unverkennbar der Form nach vorhandene Archicarp ohne morphologische Betheiligung an der Ascusbildung zu Grunde geht.

5. Die Differenz von dem ersten Fall geht noch weiter bei einigen, von Krabbe untersuchten discocarpen Lichenenpilzen (Sphyridium, Baeomyces, Cladonia), bei Sclerotinia und bei einer Anzahl Pyrenomyceten.

In dem Hypothecium des lang gestielten Bechers von Sclerotinia Sclerotiorum sind ascogene und Hüllhyphen zwar überall dicht zwischen einander geschoben und geflochten, aber nirgends ein directer genetischer Zusammenhang, ein Ursprung beider von gemeinsamem Stamme nachzuweisen; die untersten Endigungen beider gehen in das vom Stiel her aufsteigende gleichförmige sterile Gewebe über. Nichtsdestoweniger ist ein von Anfang der Fruchtbildung an gesonderter Ursprung der beiderlei Elemente höchst wahrscheinlich. Bevor nämlich der Fruchtbecher aus dem Sclerotium hervorbricht, sind in diesem, unter der Rinde, als Neubildungen kleine runde Knäuel sehr zarter Hyphen entstanden. Der Anfang eines Bechers tritt jedesmal über einem solchen Knäuel hervor, als ein relativ dickes Bündel von Hyphen, deren innerste als Zweige von jenen des Knäuels entspringen, während die bei weitem zahlreicheren peripherischen von dem umgebenden Sclerotiumgewebe ihren Ursprung nehmen. Es ist wahrscheinlich, dass letztere den Hüllapparat, jene von dem Knäuel entspringenden den ascogenen darstellen, das Knäuel also eine Art Ascogon. Der bestimmte Nachweis ist allerdings nicht möglich gewesen, weil es in dem sich streckenden Stiele nicht mehr gelingt eine morphologische Differenz zwischen beiderlei Hyphen und mittelst dieser die Continuität der später ascogenen mit ihren präsumptiven Anfängen nachzuweisen. Von Antheridienzweigen oder Spermatien ist während dieser Entwickelungen nichts vorhanden.

In der Frucht der genannten Lichenenpilze sind nach Krabbe schon von frühen Entwickelungsstadien an die ascogenen Hyphen zwischen denen des Hüllapparats streng gesondert zu erkennen. Ein distinctes Initialorgan, von welchem sie ihren Ursprung nähmen, ist aber nicht gefunden worden, so dass angenommen werden muss, sie entspringen mit denen des Hüllapparats gemeinsam von denselben, dem vegetativen Thallus oder der jugendlichen Fruchtanlage angehörigen Hyphen, und zwar ohne Spermatien- oder Antheridienmitwirkung.

Bei den Pyrenomyceten Claviceps, Epichloe, Pleospora, vielleicht auch Nectria ist gleichfalls weder Betheiligung letztgenannter Organe noch ein distinctes Ascogon gefunden. Vielmehr ist hier die jugendliche Perithecium-

anlage, soweit beobachtet, ein aus gleichartigen Hyphen oder parenchymatischen Zellen bestehender Körper, dessen Elemente sich allmählich zu den Theilen des Peritheciums gestalten und differenziren, wobei eine den Ort des Hypotheciums einnehmende Zellgruppe die Ascusbildung übernimmt — bei Pleospora und Nectria würden sogar derselben Zellgruppe die Paraphysen entsprossen. Für Claviceps, Epichloe, Nectria könnte allerdings immer noch die für letztgenannte Gattung von Hartig ausgesprochene Vermuthung gelten, dass besondere ascogene Initialorgane auf dem sehr jungen Stroma vielleicht doch vorhanden und derzeit nur übersehen seien, und für Pleospora haben wir nur eine nicht recht vollständige vorläufige Mittheilung Bauke's. Nach den derzeit vorhandenen Angaben beschränken sich aber unsere Kenntnisse auf den angeführten Differenzirungsmodus. Wollte man hier von Ascogon oder Archicarp reden, so kann dieser Name nur für die spät und wenig scharf differenzirten Initialorgane gelten. Auch eine Discomycetengattung, nämlich van Tieghem's Ascodesmis würde sich hier anschliessen, wenn des Autors nicht ganz vollständige Angaben richtig sind.

Nachstehend seien zunächst die zum Verständniss des Gesagten erforderlichen Einzelheiten dargestellt und denselben einige ergänzende Notizen hinzugefügt. Im Interesse der Anschaulichkeit ist das Material etwas anders als in der obigen Auseinandersetzung angeordnet.

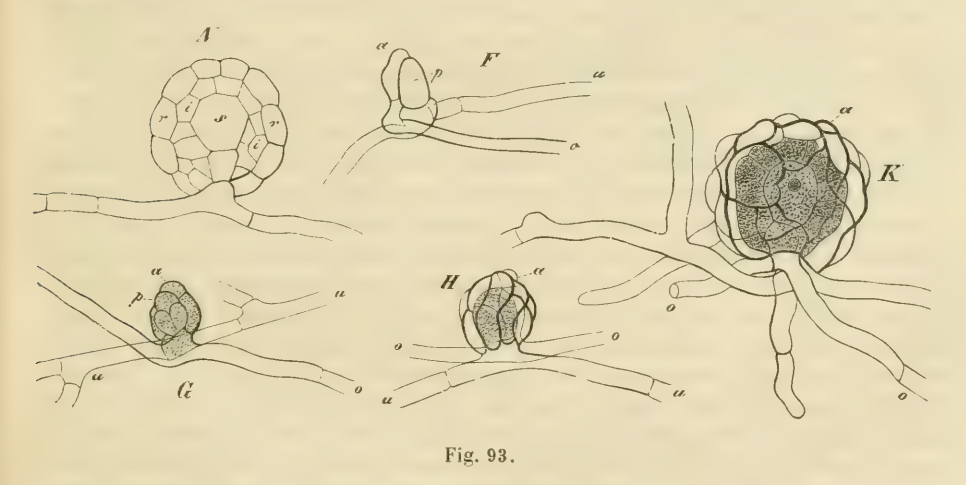


Fig. 93.

1. Erysipheen (Fig. 93. Vgl. auch Fig. 107 unten). Das Mycelium dieser epiphyten Schmarotzer besteht aus ästigen septirten Hyphen, welche mit den oben beschriebenen Haustorien (§ 5) an die Epidermis der Wirthpflanze befestigt, im übrigen auf deren Aussenfläche ausgebreitet sind und

Fig. 93. Podosphaera Castagnei (von Taraxacum). Entwickelung der Frucht. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *F*—*N*. *o* oberer, *u* unterer Myceliumfaden. *a* Antheridienzweig, *p* Archicarp. In *G* die Hüllbildung beginnend, in *H* der Schluss der Aussenwand vollendet. *K* junges Perithecium, ganz, durchscheinend. *N* ähnliches im optischen Längsschnitt. *s* Ascus, *r* Aussenwand. *i* die aus derselbeu hervorgegangenen inneren Wandzellen. Vergr. 390.

einander vielfach berühren und kreuzen. An der Berührungs- oder Kreuzungsstelle zweier Aeste beginnt die Bildung eines Peritheciums. Bei Podosphaera verläuft dieselbe am einfachsten und zwar folgendermaassen. Beide Aeste treiben gleichzeitig kurze von der Epidermisfläche aufrechte Aussackungen, welche bald durch eine Querwand abgegrenzt werden; die eine, bei Kreuzung von dem unten liegenden Zweige entspringende, erhält die Gestalt einer länglich-ovalen Zelle, deren Länge den Querdurchmesser des Tragzweiges 2—3mal übertrifft; sie ist das Archicarp. Die andere, der Antheridienzweig bleibt cylindrisch, dem Archicarp immer fest angeschmiegt, dem tragenden Mycelfaden gleichbreit oder etwas schmäler; ihr oberes Ende krümmt sich über den Scheitel des Archicarps, so dass es diesen bedeckt, und wird alsbald durch eine Querwand abgegrenzt als kurze etwa isodiametrische Zelle (»Antheridium«), welche vom unteren Theile als ihrem Stiele getragen wird. Das Archicarp wächst nun zur Sporenfrucht heran, es theilt sich durch eine Querwand gewöhnlich in 2 Zellen, eine obere, die sich zu dem einzigen, später 8 Sporen erzeugenden Ascus ausbildet, und eine untere, diesen als Stielzelle tragende. Als sehr seltene individuelle Ausnahme finden sich (nach Tulasne) 2 Asci in einer Frucht, wahrscheinlich entstanden durch zweimalige Quertheilung der Archicarpzelle. Mit der Anlegung des Ascus beginnt auch die Bildung des Hüllapparats. Dicht um die Basis des Archicarps, an seinem und des Antheridienzweigs Tragfaden, entstehen 7—9 schlauchförmige Aussackungen, welche in enger seitlicher Berührung mit einander und mit dem Antheridienzweige, dem Archicarp dicht anliegend, dieses umwachsen, bis sie über seinem Scheitel zusammenstossen. Jeder Schlauch theilt sich dann durch 1—2 Querwände, so dass die junge Fruchtanlage von einer vielzelligen einschichtigen Hülle umgeben ist. Die Zellen dieser nehmen nun in der Richtung der Oberfläche an Grösse zu, sie werden, allmählich derbe und dunkelbraune Membranen erhaltend, zu der Aussenwand des Peritheciums. Theilungen erfahren sie hierbei nicht mehr; dagegen entsprossen den dem Substrat nächstliegenden Rhizoidzweige, welche sich auf letzterem ausbreiten; und bei manchen, nicht allen Species einigen am Scheitel des Peritheciums liegenden eine Anzahl zierlich verzweigter, unter dem Namen Appendiculae beschriebener Haare. Und der Innenfläche der Aussenwandzellen entsprossen frühzeitig Zweige, welche sich zwischen sie und das heranwachsende Archicarp einschieben und, sich verästelnd, zu einem lückenlosen parenchymähnlichen, je nach Species 2—3 oder mehr Zellschichten dicken Geflechte heranwachsen, welches als Innenwand des Peritheciums bezeichnet, seinem Ursprung und seiner Anordnung nach auch den Paraphysen reicher gegliederter Perithecien verglichen worden ist. Mit diesen Bildungen ist die umhüllte Frucht in allen Theilen fertig angelegt, es folgt nur noch erhebliche Grössenzunahme, welche zuletzt ganz vorwiegend den Ascus betrifft und zu einer theilweisen Verdrängung der Innenwandzellen führt. Der Antheridienzweig wird mit Beginn der Einschiebung der Innenwandzweige von dem Archicarp losgetrennt; er betheiligt sich unter geringer Grössenzunahme seiner Theile und unbedeutender Gestaltveränderung an der Bildung der Aussenwand, zwischen deren übrigen Zellen er seitlich eingeschlossen bleibt.

Die Entwickelung des Peritheciums der Erysiphe-Arten (als welche ich alle nicht zu Podosphaera gehörigen Erysipheen zusammenfasse) stimmt mit der beschriebenen überein, bis auf einige Unterschiede, von denen hier nur, mit Verweisung auf die anderweitig [1]) gegebene Darstellung der Einzelheiten, die Hauptpunkte hervorgehoben werden sollen. Das Archicarp hat die Gestalt einer länglich keulenförmigen Zelle, die in einem Schraubenumgang um einen hakenförmigen Antheridienzweig gekrümmt ist. Beide Organe werden von Hüllschläuchen umwachsen und eingeschlossen, aus welchen wie bei Podosphaera die Aussenwand und die hier weit massiger entwickelte Innenwand des Peritheciums hervorgehen. Der in die Innenwand eingeschlossene Antheridienzweig entschwindet bald der Beobachtung. Das Archicarp dagegen wächst, in der basalen Region des Peritheciums gelegen, heran zu einem gekrümmten Schlauche, theilt sich dann durch Querwände in eine mehrgliedrige Zellreihe, und aus dieser entwickelt sich eine Mehrzahl aufrechter breit keulenförmiger Asci, indem entweder eine Zelle der Reihe direct zum Ascus auswächst, oder einige kurze, in Asci endigende (also ascogene) Zweige treibt.

Sowohl bei Erysiphe als auch bei Podosphaera eilt die Bildung der Hülle jener der Asci anfangs voraus, jene ist fast vollendet wenn die Asci oder deren Erzeuger noch ganz klein sind, erst als letztes Stadium wird das Wachsthum der Asci auf Kosten ihrer nächsten Umgebung vorwiegend gefördert. Die Sporenbildung findet in den meisten Fällen sofort statt, wenn die Asci ihre volle Grösse erreicht haben. Bei manchen Species aber, nämlich E. Galeopsidis und E. graminis (Wolff) tritt vor der Sporenbildung ein Stillstand in der Entwickelung ein und erfolgt dieselbe, bei geeigneter Temperatur und Wasserzufuhr, erst nach längerem, thatsächlich in die Winterszeit fallendem Ruhezustand, das Protoplasma des Innwandgewebes wird hierbei augenscheinlich zur Sporenbildung verbraucht.

2. Das Archicarp von Eurotium (Fig. 94) entsteht durch basipetal fortschreitende Einkrümmung eines Mycelzweigendes zu der Form einer hohlen Schraube mit 4—5 dicht aneinander liegenden Windungen. Die Schraube wird durch Querwände in ohngefähr ebensoviele Zellen getheilt. Von der untersten Windung der Schraube wachsen dann 2 oder 3 dünne Zweiglein der Aussenfläche jener fest anliegend gegen den Scheitel; eines eilt den übrigen voran, erreicht letzteren zuerst und legt sich mit seinem oberen Ende an das des Schraubenfadens an, um, soweit die Beobachtung eine sichere Aussage gestattet, mit demselben zu copuliren, d. h. durch Schwinden der Membranen in Continuität der beiderseitigen Protoplasmakörper zu treten. Manchmal sieht man diesen voraneilenden Zweig im Innern der Schraube emporwachsen, die Copulation kann alsdann nicht sicher constatirt werden. Nach dem beschriebenen Verhalten ist derselbe als der Antheridienzweig anzusprechen. Hat er den Scheitel der Schraube erreicht, so folgen ihm auch die anderen, und alle treiben neue Verzweigungen, welche sich derart zwischen einander verschränken und durch Querwände theilen, dass die Schraube bald

---

1) Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze, III.

von einer lückenlosen Schicht isodiametrischer Zellen bedeckt wird. Auch die unterste Windung der Schraube selbst betheiligt sich an der Bildung dieser Schichte, derart dass diese, als ringsum geschlossene Aussenwand des runden Peritheciums den Rest der Schraube, die Ascogonhyphe umgibt. Die Zellen der Aussenwand theilen sich nicht mehr, wachsen aber während



Fig. 94.

der nun folgenden starken Volumenzunahme des Peritheciums in der Richtung der Oberfläche zu Tafelform heran und scheiden auf ihrer zart und farblos bleibenden Aussenmembran eine goldgelbe, in Alcohol leicht lösliche Masse in Form einer dicken spröden Haut aus. Von der Innenfläche der Aussenwandzellen sprossen ferner, sofort nach deren Zusammenschluss, wie bei Erysiphe Zweige hervor, welche sich verästelnd und zwischen einander schiebend, alsbald eine vielschichtige Innenwand bilden und ihre Zweige ferner

Fig. 94. Eurotium repens. *A* Mycelast mit einem Gonidienträger *c* und jungen Archicarpien *as*. *B* schraubiges Archicarp *as* mit dem Antheridienzweig *p* und einem Hüllzweig. *C* Aelteres Exemplar, die Zahl der um das Archicarp wachsenden Hüllzweige vermehrt. *D* Junges Perithecium von aussen gesehen; *E* dasselbe, *F* anderes junges Perithecium im optischen Längsschnitt, in *E* die Bildung der Innenwand beginnend, *w* die Aussenwand, *f* die inneren Wand- und Ausfüllungszellen, *as* Ascogon. *G* Ascus mit Sporen, *H* reife Ascospore isolirt, von E. Aspergillus glaucus. *A* Vergr. 190; die übrigen Fig. Vergr. 600.

zwischen die sich lockernden Windungen der Schraube einschieben, den Raum zwischen letzteren und der Aussenwand mit einem lückenlos aus zarten protoplasmareichen Zellen zusammengefügten Gewebe erfüllend. Das Wachsthum dieses bewirkt zunächst eine allseitige Volumenzunahme des Peritheciums und drängt die Windungen der Ascogonschraube immer mehr auseinander. Hat es einen bestimmten Grad erreicht, so beginnt an letzterer die Austreibung zahlreicher Verzweigungen, der ascogenen Hyphen, welche sich nach allen Richtungen zwischen die Innenwandzellen einschieben, diese wiederum verdrängend, sich ihrerseits reich verästeln und ihre zahlreichen Zweigenden zu ovalen achtsporigen Ascis ausbilden. Die Continuität der ascogenen Hyphen geht mit der Bildung der Asci mehr und mehr verloren, so dass gegen die Zeit der Sporenreife nur mehr Asci, nebst Resten der Hyphen und der Innenwandzellen von der Aussenwand umschlossen werden, zuletzt, indem selbst die Ascuswände schwinden, fast nur noch reife Sporen das Perithecium erfüllen.

3. Nach Brefeld's Untersuchungen beginnt die Entwickelung der Sporenfrüchte von Penicillium glaucum ebenfalls mit dem Auftreten eines schraubig gedrehten Hyphenzweigs. Man findet hier aber in den ersten der Beobachtung zugänglichen Stadien, umgeben von Myceliumfilz, immer zwei gleiche dicht bei einander entspringende und in 1—2 Windungen um einander gedrehte schraubige Zweiglein, von denen nicht direct entschieden werden kann, ob sie morphologisch und physiologisch gleichen oder ungleichen Werthes sind. Auch die fernere Entwickelung gibt hierüber keine bestimmte Auskunft, so dass nur nach Analogie des sonst nah verwandten Eurotium von einer Unterscheidung zwischen Archicarp und — ihm an Gestalt gleichen — Antheridienzweig die Rede sein kann. Von dem schraubig gedrehten Körper — ob nur von dem einen oder von beiden Componenten desselben ist nicht sicher direct ermittelt — wachsen nun, als Zweige, kurze ascogene Hyphen nach allen Seiten aus, und gleichzeitig beginnt an den benachbarten Mycelfäden die Bildung zahlreicher Zweige, welche jene rasch rings umwachsen und in ein lückenlos dichtes, 8—16 Zellschichten dickes Hüllgeflecht einschliessen. Die Elemente desselben schieben sich auch überall zwischen die ascogenen Hyphenzweige ein. Sie sind in den anfänglichen Entwickelungsstadien viel schmäler als diese, daher auf Durchschnitten deutlich von ihnen zu unterscheiden. Der in diesem Zustande etwa 0,05—0,09 mm grosse kugelige Fruchtkörper wächst nun zu einer durchschnittlichen Grösse von 0,5 mm und darüber heran und zwar ganz hauptsächlich durch entsprechende Volumenzunahme der Zellen der Hülle. Die im Innern befindliche Hauptmasse ist hierbei am stärksten betheiligt, ihre Zellen werden unregelmässig polyedrisch, farblos, mit stark verdickten getüpfelten Cellulosemembranen und hyalinem aber durch Jod dunkel gelb werdendem Inhalt versehen; 2—3 periphere Schichten erhalten gelbbraun gefärbte Membranen und werden zu einer derben persistenten Aussenwand, während einige äusserste Schichten an der Verdickung nicht Theil nehmen und mit der Reife abgestossen werden. Mit dem Beginn dieser Veränderungen strecken sich die ascogenen Hyphen und bohren sich in unregelmässigem Verlauf nach allen Richtungen zwischen

das wachsende Hüllgewebe ein. Sie treiben hierbei anscheinend nur wenige neue Verzweigungen, nehmen auch an Breite wenig mehr zu, und letzteres gilt ebenso von den sie zunächst bedeckenden Hüllzellschichten. Auf Durchschnitten durch eine ältere Frucht findet man daher im Innern, in dem grosszelligen Hüllgewebe, in verschiedenen Richtungen getroffene, quer, schräg, längsangeschnittene ascogene Hyphen in kleinzelliger Begleitung. An der Wandverdickung nehmen auch sie Theil. Hat dieselbe in ihnen und in der Hülle einen bestimmten Grad erreicht, dann tritt ein Stillstand in der Entwickelung, ein Ruhezustand ein. Dieser dauert 7—8 Wochen, wenn die Frucht nach der Reife sofort in zur Weiterentwickelung geeignete feuchte Umgebung gebracht worden ist; er kann, nach Brefeld's Untersuchungen, bei trockener Aufbewahrung nicht viel länger dauern, denn 3—4 Monate alte trockene Früchte erwiesen sich unfähig zur Weiterentwickelung. Werden die Früchte innerhalb der angegebenen Frist bei geeigneter Temperatur auf feuchte Unterlage gebracht, so erfolgt die Weiterentwickelung, indem die ascogenen Hyphen sich reich zu verzweigen beginnen, die Verzweigungen auf Kosten des nach und nach vollkommen aufgelöst werdenden farblosen Hüllgewebes wachsen und sich weiter verästeln, und endlich an Aesten letzter Ordnung zahlreiche, reihenweise verbundene, kleine, achtsporige, denen von Eurotium ähnliche Asci bilden. Von der ganzen Frucht bleiben schliesslich nur die Sporen und die braungelbe Aussenwand übrig, welche jene locker umschliesst. Von den bei Brefeld nachzulesenden Einzelheiten dieser Veränderungen sei hier nur noch hervorgehoben, dass die an den ascogenen Hyphen entstehenden Zweige von zweierlei Art sind: relativ dünne und schlanke, welche sich zwischen die Zellen des Hüllgewebes drängen, sich hier reich verästeln und augenscheinlich der Auflösung desselben und der Aufnahme der Lösungsproducte dienen, aber keine Asci bilden; und zweitens dickere vielfach gekrümmte und kurzästige, aus deren Verzweigungen schliesslich die Asci entstehen. Diese Erscheinungen erinnern, der Form nach, an jene der zweierlei Hyphen in der reifenden Frucht von Elaphomyces (vgl. S. 209). Das Eintreten der Frucht in einen Ruhezustand und der Uebergang aus diesem zur Ascusbildung auf Kosten des Hüllgewebes hat sein Analogon in den für Erysiphe graminis und Galeopsidis beschriebenen Vorgängen, nur dass hier der Ruhezustand erst nach Entstehung der Asci eintritt und der wieder erwachenden Vegetation die Ausbildung der Sporen allein übrig bleibt. Van Tieghem [1]) beschreibt ein Penicillium aureum, welches sich, bezüglich der hier in Betracht kommenden Processe, von P. glaucum dadurch unterscheidet, dass der Ruhezustand übersprungen wird; er behauptet, dass bei dieser Species die beiden schraubig um einander gedrehten initialen Zweige als ascogene fungiren, d. h. Aeste treiben deren letzte Ramificationen die Asci sind.

Wesentlich gleiche Entwickelung und Structur wie bei Penicillium haben nach v. Tieghem [2]) ferner die Sporenfrüchte von Aspergillus (Sterigmatocystis)

1) Bull. soc. bot. de France XXIV (1877) p. 157.
2) Ibid. p. 96, 203 ff.

niger und purpureus. Auch Eidam's neue und in vieler Hinsicht merkwürdige Sterigmatocystis nidulans dürfte sich hier anschliessen.

4. Die Sporenfrüchte der thierische Dejecta bewohnenden Arten von Gymnoascus und Ctenomyces stellen nach Baranetzky, Eidam, van Tieghem auf dem Mycelium meist dicht gehäufte filzige Knäuelchen dar, welche im Maximum etwas über 1 mm gross werden, meist viel kleiner bleiben. Ihre Bildung beginnt damit, dass zwei einzellige Glieder der Mycelhyphen sich derart vereinigen, dass das eine von dem anderen dicht schraubig umwunden wird; beide entstehen entweder dicht neben einander als Seitenzweige eines Fadens oder entspringen als solche von verschiedenen Fäden; oder der umwindende Theil allein ist ein Seitenzweig, der umwundene dagegen ein intercalares Glied eines Fadens. Das schraubig umwindende Glied ist ein Archicarp oder Ascogon. Es stellt nach Vollendung einer nach Einzelfall verschiedenen Zahl von Windungen sein Längenwachsthum ein und treibt dafür ungemein reich weiter verästelte und mit einander zu einem Knäuel verflochtene Zweige, deren Enden schliesslich zu runden, achtsporigen Asci werden, ähnlich wie bei Eurotium. Das umwundene Glied, nach der Vergleichung mit den vorstehend beschriebenen Fällen Antheridienzweig zu nennen, ist entweder ebenfalls gekrümmt oder gerade, cylindrisch keulenförmig, und erfährt hinfort, soweit die directe Beobachtung reicht, nur eine mässige Volumzunahme, auch einige Quertheilungen, um bald unkenntlich zu werden. Mit Beginn der Ascogonverzweigung endlich wird der junge Körper locker umwachsen von zahlreichen theils am Grunde des Ascogons selbst, theils an benachbarten Mycelästen entspringenden Hyphenästen, welche characteristische, geweihartige Verzweigungen, derbe (gelb bis ziegelroth) gefärbte Membranen erhalten und, mit ihren Zweigen locker verschränkt, eine mehrschichtig-gitterartige Hülle um das reifende ascogene Knäuel bilden. Dazu kommen auf dem Substrat verbreitete Rhizoidzweige.

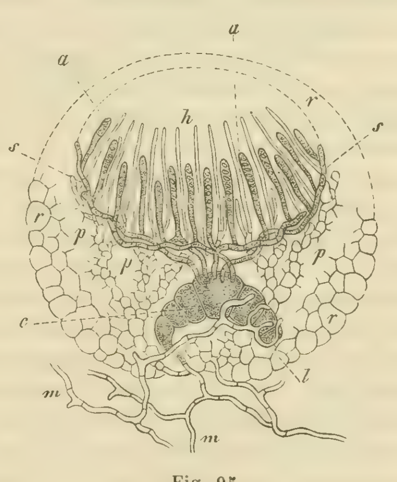


Fig. 95.

5. Die Sporenfrüchte der Ascobolus-Arten (vgl. Fig. 95) haben im fertigen Zustande typische Discomycetenform. Sie sind ohngefähr von der Gestalt eines breiten kurzen Kegels, dessen abgestumpfte Spitze dem fädigen Mycelium aufsitzt, während die breite Grundfläche vom Hymenium bedeckt wird.

Fig. 95. Ascobolus furfuraceus. Junge Frucht im medianen Längsschnitt, nach Janczewski von Sachs schematisch dargestellt. *m* Mycelium. *c* Archicarp, sammt den in der Subhymenialschicht ausgebreiteten ascogenen Hyphen *s* und den Ascis *a* dunkel gehalten. *l* Antheridienzweig. *p*—*r* Hüllgewebe von welchen die Paraphysen *h* entspringen.

Ihre Entwickelung dürfte, nach den vorliegenden Daten, bei allen Species die gleiche sein; sie wird nachstehend mit specieller Rücksicht auf den durch Janczewski's genaue Untersuchung am besten bekannten A. furfuraceus dargestellt. Die Entwickelung beginnt mit dem Auftreten eines Archicarps, welches an einem Mycelfaden entsteht als relativ dicker, bogig gekrümmter Seitenzweig. Derselbe baut sich durch successive Theilungen auf aus einer einfachen Reihe anscheinend gleichartiger, protoplasmareicher Zellen, die etwa so lang als breit werden und dann einen vorläufigen Stillstand ihres Wachsthums erfahren. In der Nachbarschaft des Archicarps von dem Mycelium entspringende, ihrerseits wiederum verästelte dünne Zweige wachsen dann gegen jenes hin und legen sich mit ihren Aesten seinem freien Endtheile fest an (Fig. 95, *l*). Sie verhalten sich in dieser Beziehung gleich den Antheridienzweigen von Eurotium oder Erysiphe und seien daher mit dem gleichen Namen wie diese bezeichnet. Ihrer Anlegung an das Archicarp folgt sofort die Bildung zahlreicher fernerer Zweige sowohl an ihren Trägern selbst als an benachbarten Mycelfäden und alle diese Zweige umwachsen in dichter Verflechtung das Archicarp sowohl wie die hinfort unkenntlichen ersten Antheridienzweige, derart dass jenes alsbald von einem dichten Hyphenknäuel, der Hülle, rings umschlossen wird. Diese wächst nun beträchtlich, theils durch Einschiebung neuer Hyphenzweige, theils durch Volumzunahme der vorhandenen, deren Zellen kurz blasig werden und der Hauptmasse nach in dicht pseudoparenchymatischem Verbande bleiben. Wenige peripherische Lagen dieser Zellen werden zu einem derbwandigeren, in Folge der Membranfärbung bei A. furfuraceus gelben, bei anderen Species anders gefärbten Rindengewebe, welches an der Insertionsstelle Rhizoidfäden in das Substrat sendet, ausserdem bei manchen Arten (nicht bei A. furfuraceus) abstehende Haare characteristischer Form und Anordnung bildet. Unter diesen Veränderungen nimmt der ganze Körper Kugelgestalt an, und zwar sind Gang und Richtung seines Wachsthums derart, dass das Archicarp in dem am Substrat sitzenden basalen Theile der Kugel eingeschlossen bleibt. In der gegenüberliegenden Scheitelregion beginnt, mit Differenzirung des Rindengewebes, auch die Bildung der Paraphysen, und zwar entsprossen die Anfänge dieser als Zweige einer unter der Rinde quer über die Scheitelregion gehenden, engzelliger und protoplasmareicher gebliebenen Zone des Hüllengewebes, der subhymenialen Zone. Die Paraphysenanfänge entstehen an bezeichneter Stelle als schlanke Auszweigungen. Jede dieser kann nahe ihrer Ursprungsstelle neue gleichartige Verzweigungen in wiederholter Ordnung bilden. Die Enden der Zweige aller Ordnungen aber wachsen zu schlanken langgliedrigen Fäden aus, den definitiven Paraphysen, welche (anfangs convergirend) sämmtlich von der Subhymenialzone zu der Scheitelregion der Rinde gerichtet sind und unter dieser endigen. In dem Maasse als dieselben sich strecken und durch Einschiebung neuer Zweige von der Subhymenialregion aus vermehren, und indem die Umgebung diesen Wachsthumsprocessen folgt, wird der Raum zwischen Rinde und Subhymenialschicht erweitert, immer aber ausgefüllt von den zu dem Anfange des Hymeniums dicht neben einander gestellten Paraphysen. Später dauert, wie anticipirend hier bemerkt sein mag, das Wachsthum des Hymeniums in Richtung seiner Fläche fort,

während die es bedeckende Rinde dem Wachsthum nicht mehr folgt; letztere wird daher über dem Hymenium zerrissen und dieses als Discus freigelegt.

Bis zur Bildung der Hymeniumanlage unter der Rinde finden in dem Ascogon keine bemerkenswerthen Veränderungen statt. Nun aber sieht man seine Zellen, bis auf eine, derbwandiger, protoplasmaarm werden, um in diesem Zustande dauernd zu verharren; jene eine aber, die dritt- oder viertoberste zur Initialzelle der Ascusbildung, der ascogenen Zelle werden. Sie ist protoplasmareich, schwillt beträchtlich an und treibt dann aus ihrer freien Aussenfläche eine Mehrzahl (12 oder mehr) starker, cylindrischer Zweige, die ascusbildenden, ascogenen Hyphen. Diese wachsen, zwischen den Elementen des Hüllgewebes sich durchdrängend, gegen die Subhymenialschicht, um sich in ihr mit reicher Verzweigung einzudrängen und auszubreiten zwischen den Insertionsorten der Paraphysen. Als Seitenzweige letzter Ordnung entstehen dann an diesen subhymenial ausgebreiteten Hyphen die Asci, welche, wie oben beschrieben, zwischen den Paraphysen und in gleicher Richtung wie diese gegen die Hymenialaussenfläche wachsen. Die an allen Punkten lange andauernde successive Bildung und Einschiebung neuer Asci bewirkt wenigstens zum grössten Theile die oben erwähnte Flächenvergrösserung, Freilegung, oft selbst convexe Vorwölbung des Hymeniums. Janczewski's Beobachtungen sind für eine Anzahl Species von Borzi bestätigt worden, mit dem Hinzufügen einer verwandten Form (Ryparobius spec.), bei welcher jede Aussprossung der ascogenen Zelle direct zum Ascus wird. Was Borzi bezüglich der Befruchtung des Archicarps meint, ist von keiner anderen Seite bestätigt.

6. Die Fruchtentwickelung von Pyronema confluens (Peziza P.) habe ich 1863 unvollständig beschrieben; Tulasne hat dann eine kleine Ergänzung meiner Angaben gebracht. Nach der neuerdings von Kihlman ausgeführten Untersuchung geht sie folgendermaassen vor sich (Fig. 96—99). Der Pilz breitet sein derbfädiges Mycelium weit über den Erdboden, zumal an Meiler- und Brandplätzen aus. Der Anlegung der Fruchtanfänge geht die Bildung reich verästelter krauser, schräg aufrechter Zweiggruppen voran. Einige, gewöhnlich wohl zwei Zweige einer solchen Gruppe, schwellen stark an, verästeln sich einige Male kurz gabelig, richten ihre Aeste senkrecht zum Substrat auf, und sistiren dann ihr Längswachsthum. Die Gabelzweige bilden mit einander ein aufrechtes lockeres Büschel oder eine Rosette (Fig. 96, 97 *A*). Eine Anzahl derselben endigen mit einer kurz und gerundet cylindrischen — steril bleibenden — Endzelle. Andere bilden ihre Enden theils zu Archicarpien, theils zu Antheridien aus (Fig. 97 *A*, *B*). Erstere sind breit keulige Körper, bestehend aus einer weit bauchigen, meist etwas gekrümmten, dicht protoplasmaerfüllten Zelle, welche von einer bis zwei scheibenförmigen Stielzellen getragen wird; die Antheridien keulige Endzellen der Gabeläste, ohngefähr gleichhoch, aber nur etwa halb so breit wie die Archicarpien. Von beiderlei Organen sind in einer Rosette immer mehrere, mindestens je 2—3 vorhanden; andere als die angegebenen Beziehungen zwischen den Ursprungsorten je zwei ungleichnamiger sind nicht beobachtet. Haben nun beiderlei Organe die an-

gegebene Gestalt und Länge erreicht, so treibt jedes Archicarp nahe seinem Scheitel eine breite Aussackung, welche rasch auswächst zu einem proto-

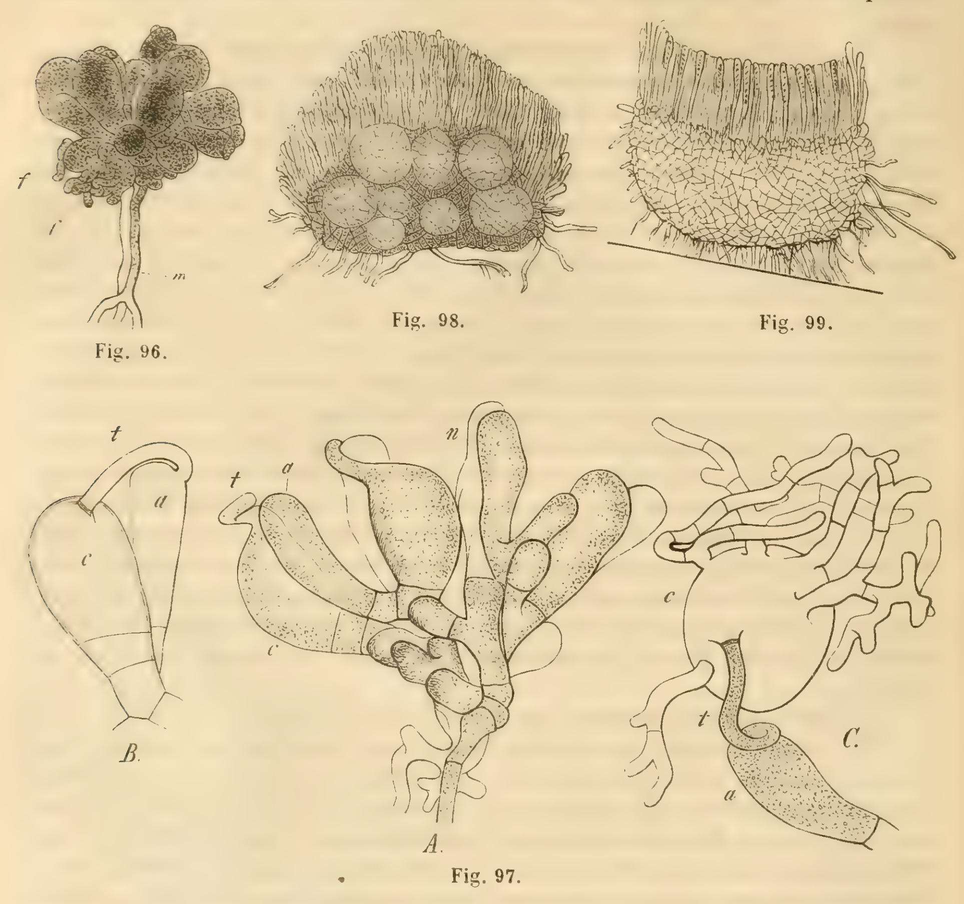


Fig. 96—99. Pyronema confluens Tul. Fig. 96. Rosette von Antheridien und Archicarpien, auf den Mycelfäden *m* sitzend. *f* Anfänge der Hüllfäden. Vergr. 190.

Fig. 97. *A* Kleine junge Rosette von Fruchtanfängen und zwar *c* Archicarpien, *a* Antheridien, *t* ein mit *a* noch nicht in Verbindung getretenes Trichogyn. *B* aus einer älteren Rosette. Das von dem Archicarp *c* getriebene durch eine Querwand abgegrenzte Trichogyn *t* mit dem Antheridium *a* in offener Verbindung. *C* Aus einer jungen, etwa dem Zustand von Fig. 98 entsprechenden Frucht auspräparirtes Paar: *a* Antheridium, durch *t* verbunden mit einem Archicarp *c*, welches stark angeschwollen ist und an seiner Oberfläche verzweigte ascogene Hyphen ausgetrieben hat. Vergr. ca. 300. Nach Kihlman's Präparaten und Zeichnungen.

Fig. 98. Junge Frucht, in Wasser unter Deckglas durchscheinend. Die Antheridien- u. Archicarpiengruppe ist von den Hüllfäden dicht überwachsen und letztere haben nach oben aufrechte Paraphysen gebildet. Die Archicarpien scheinen als grosse Blasen durch das Hüllgeflecht. Vergr. 90.

Fig. 99. Medianer Längsschnitt durch eine reifende Frucht. Archicarpien und Antheridien nicht mehr erkennbar, zwischen den Paraphysen viele ausgebildete Asci. (Vgl. Fig. 39, S. 82). Vergr. ca. 45.

plasmaerfüllten, stumpfen cylindrischen Schlauche, der, in individuell verschieden orientirter Ebene bogig gekrümmt, nach einem benachbarten Antheridium hinwächst, den Scheitel dieses umfasst und sich demselben mit seinem stumpfen Ende fest anpresst. Wenn dieses geschehen ist, selten schon vorher, wird der Schlauch von dem blasigen Theile des Archicarps durch eine feste Querwand abgegrenzt, und jetzt, nach Ausbildung dieser Wand, wird in der Ansatzstelle des Schlauches an das Antheridium die Membran der beiden verbundenen Organe aufgelöst, so dass das beiderseitige Protoplasma durch eine weite Oeffnung in Verbindung tritt (Fig. 97, *B*). Der gekrümmte Schlauch ist hiernach ein Organ, welches eine Verbindung des Archicarps mit dem Antheridium vermittelt; er ist daher, im Anschluss an anderwärts geltende, unten noch zu besprechende Terminologie, Trichogyn zu nennen. Auf die Copulation folgt nun Volumzunahme der Archicarpien und, an je einem Dutzend oder mehr über ihre Oberfläche zerstreuten Orten Aussprossung von Aussackungen, welche zu den dicken kurzgliedrigen ascogenen Hyphen heranwachsen (Fig. 97, *C*). Gleichzeitig, oder schon vorher beginnt an den sterilen Schwesterzweigen der Archicarpien sowohl, wie in der ganzen übrigen Basalregion der Rosette das Hervorsprossen reich verästelter Hyphen, welche die Hülle der Frucht aufbauen (Fig. 98): ein die Archicarpien- und Antheridiengruppe einschliessendes Receptaculum oder Excipulum und das diesem stets frei, ohne umhüllende Fruchtwand aufsitzende Hypothecium mit den Paraphysen. Die Vertheilung der ascogenen Hyphen und Asci und die successive Vermehrung letzterer zwischen den genannten Hülltheilen sind wesentlich die gleichen wie bei Ascobolus. Die Paraphysen bilden auf dem Hypothecium zuerst ein conisches Büschel, welches sich durch Einschiebung neuer Elemente allmählich zur Scheibenform verbreitert. Das Receptaculum wird zu einer relativ mächtigen, dicken, grosszellig pseudoparenchymatischen, mit Rhizoiden bedeckten Scheibe, zwischen deren Elementen die der primären Rosette eingeschlossen sind und schliesslich unkenntlich werden (Fig. 99). Relativ am längsten bleiben die Antheridien deutlich, und zwar fast unverändert, protoplasmareich und an der Hüllenbildung durchaus unbetheiligt.

7. Bei den Pyrenomyceten Sordaria, speciell S. (Hypocopra) fimicola und Melanospora parasitica ist nach Gilkinet's, resp. Kihlman's Untersuchungen der Gang der Fruchtentwickelung wesentlich der gleiche wie bei Ascobolus, selbstverständlich mit specifischen und mit der Differenz zwischen Disco- und Pyrenomyceten entsprechenden Gestaltungsunterschieden. Das Archicarp ist eine schraubig gekrümmte, bei Melanospora zuweilen auch fast gerade Zellreihe. Antheridienzweige sind bei der Melanospora wenig deutlich, jedenfalls von den Anfängen der das Archicarp auch hier bald nach seiner Entstehung dicht umwachsenden Hüllfäden nicht scharf zu unterscheiden. Bei der Sordaria theilt sich das heranwachsende Archicarp durch Querwände in zahlreiche Zellen und aus der grossen Mehrzahl dieser sprossen dann ascogene Hyphen hervor; ob ein Stück des Archicarps an der Erzeugung dieser unbetheiligt ist, blieb wegen der früh eintretenden gelatinösen Desorganisation seiner sämmtlichen Zellwände unentschieden. Bei der Melanospora werden nur eine oder zwei die Mitte des stattlichen Archicarps einnehmende Zellen zu der

ascogenen, die übrigen werden desorganisirt und in diesem Zustande später theilweise aus der Mündung des jungen Peritheciums ausgestossen. Jene 1—2 ascogenen Zellen wachsen unter successive nach allen Seiten unregelmässig wechselnder Zweitheilung zu einem vielzellig-parenchymatischen Körper heran, dessen protoplasmareichen Zellen später die Asci entsprossen. Diese ordnen sich bei Sordaria annähernd parallel neben einander zu einem dichten Büschel, bei Melanospora zu einem annähernd kugeligen Körper, nach dessen Mitte ihre Scheitelenden convergiren. In beiden Fällen bildet sich aus dem Geflechte der Hüllfäden die vielschichtig-pseudoparenchymatische Perithecienwand. Sie schliesst Anfangs als runder Körper die werdende Ascusgruppe überall dicht ein, später bildet sich an ihr der Hals und der Mündungscanal. Zwischen den Ascis stehende Paraphysen treten nicht auf, jene stehen vielmehr unvermischt neben einander auf einer einen Theil des Innenraumes der Kugel bedeckenden Insertionsfläche. Auf der von dieser frei gelassenen Seite dagegen kommt zwischen Wand und Ascusgruppe eine enge Lücke zu Stande, welche sofort ausgefüllt wird durch zahlreiche, dicht gedrängte Hyphenzweige, die von der Wand aus, radial bis zur Berührung convergirend, als Periphysen in sie hineinwachsen. Die den Ascis am meisten abgekehrte Gruppe dieser wächst alsbald in der Richtung des spätern Halses senkrecht gegen die Wand, und durch eine entsprechende Lücke dieser nach aussen, sie bildet so den Anfang des Halses selbst, der sich erheblich strecken kann, und dessen Inneres sich bei der Sordaria mit nach der Mittellinie convergirenden Periphysen gleichfalls bedeckt. Sämmtliche Periphysen, sowohl die des Halses als die unterhalb desselben befindlichen, convergiren mit ihren Enden bis zur Berührung, jedoch ohne feste Vereinigung, so dass bei der Reife die Asci oder die Sporen zwischen ihnen nach aussen dringen können. — Bei Melanospora parasitica ist der künftige Mündungscanal von Anfang an insofern bestimmt angelegt, als die nicht ascogenen basalen, d. h. der Insertionsstelle zugekehrten Glieder des schraubigen Archicarps als relativ grosse Blasen stehen bleiben, mit einander einen Strang bildend, an dessen Aussenseite später die gegen ihn convergirenden Periphysen von der Wand entspringen. In der Richtung des Stranges wächst dann auch der Hals, an der Insertionsstelle des Peritheciums, resp. des Archicarps nach aussen, während die Blasen selbst als desorganisirte Schleimmasse ausgestossen werden. Bei Sordaria entsteht, soweit die Untersuchungen reichen, der Mündungscanal und der Hals auf der der Insertionsstelle des Peritheciums diametral abgekehrten Seite; ersterer in Folge entsprechenden Flächenwachsthums der jugendlichen Wand einfach als von den Periphysen sofort ausgefüllter Intercellularraum; die Anlegung des Halses ist minder genau studirt.

Nach van Tieghem's Untersuchungen schliesst sich Chaetomium hier nahe an. Die Beobachtungen dieses Autors sind zwar von Zopf stark angefochten, von Eidam dagegen neuestens bestätigt worden, mit Recht soviel ich sehe. Einzelheiten sind noch controvers, und mit Hinweis auf die Arbeiten der genannten Beobachter fernerer Untersuchung zu empfehlen. Letzteres gilt auch für die nach Bainier's kurzer und mir nicht recht deutlicher Beschreibung vielleicht hierher gehörigen, von diesem Beobachter untersuchten Arten von Ascotricha.

8. Die Fruchtentwickelung der als Collemaceen zusammengefassten Discomyceten ist, nach Stahl's Untersuchungen, an und für sich der vorstehend beschriebenen durchaus ähnlich. Sie wird aber vorbereitet durch Befruchtung des Archicarps mittelst entfernt von diesem entstehender Organe, der Spermatien und hierdurch kommen folgende Modificationen zu Stande.

Die genannten Pilze bilden einen lappig verzweigten gelatinösen Flechtenthallus (vgl. § 115, 5). In der massigen gelatinösen Membransubstanz sieht man auf Durchschnitten die reich verzweigten Hyphen locker vertheilt und verflochten. An bestimmten Orten des fruchtbaren Thallus treten die Zweige letzterer in dichte Vereinigung zur Bildung der die Spermatien erzeugenden Behälter, der von Tulasne zuerst genau unterschiedenen Spermogonien. Diese Organe, zu deren Veranschaulichung nebenstehende, von anderen Species entnommene Fig. 100 dienen kann, sind im fertigen Zustande kleine, mit unbewaffnetem Auge eben sichtbare Körper von der Gestalt etwa eines bauchigen, kurzhalsig-flaschenförmigen Pyrenomyceten-Peritheciums, dem Thallus derart eingesenkt, dass das freie Ende ihres Halses in der Aussenfläche steht. Der Hals wird der Länge nach durchzogen von einem beiderseits offenen (Ausführungs-) Canal. Die aus dichtem Hyphengeflecht gebildete Wand des inneren, bauchigen Theils trägt auf ihrer Innenfläche ein Hymenium, welches aus zarten, gleichhohen Hyphenzweigen besteht, die dicht gedrängt gegen einen von ihnen frei gelassenen, mit dem Halscanal in offener Communication stehenden Mittelraum convergiren. Auf ihrem Scheitel gliederen sie, als Basidien oder Sterigmen, succedan-reihenweise, zahlreiche, cylindrisch stabförmige Zellchen, die Spermatien ab. Der homogen erscheinende Protoplasmakörper dieser ist von einfachem zarten Contour begrenzt; ausserhalb des letzteren, wohl die äusseren Membranschichten bildend, befindet sich hyaline, in Wasser quellende und zerfliessende Gallerte. In dieser gelatinösen Umhüllung erfüllen die abgeschnürten Spermatien zunächst den Mittelraum des Spermogoniums und bleiben daselbst, so lange es trocken ist. Tritt Wasser hinzu, so quillt die Gallerte und treibt sie aus dem Halse auf die Thallusoberfläche, über welche sie sich bei hinreichender Feuchtigkeit vertheilen — wie man bei

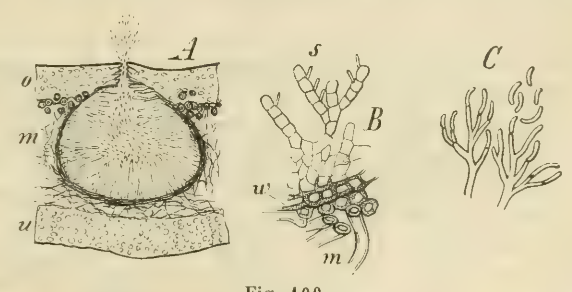


Fig. 100.

Fig. 100. *A. B.* Gyrophora cylindrica. Senkrechter medianer Durchschnitt durch ein im Thallus sitzendes Spermogonium, *o* obere, *u* untere Rinden- *m* Medullarschicht des Thallus. Vergr. 90. *B* Stück eines sehr dünnen Schnitts aus dem Grunde der Spermogoniums, *w* seine Wand von der Sterigmen mit stabförmigen Spermatien, *s*, entspringen. *m* Markhyphen des Thallus. Vergr. 390. — *C* Sterigmen mit Spermatien aus dem Spermogonium von Cladonia Novae Angliae Delise, stark vergr., nach Tulasne.

Uebertragung in einen Wassertropfen auf dem Objectträger sieht unter langsam schwankender, wohl durch die Strömungen in der zerfliessenden Gallerte verursachter Bewegung.

Bildung und Entleerung der Spermatien geht in der Regel der Entwickelung der Fruchtanfänge voran, wie unten noch zu erörtern sein wird. Diese, die Archicarpien oder Carpogone, entstehen bei den meisten hierher gehörigen Formen, z. B. Collema, ebenfalls unter der Thallusoberfläche, einzeln als Seitenzweige von sonst durch nichts ausgezeichneten Hyphen. Sie sind etwas breiter als diese, rollen sich nahe ihrer Ursprungsstelle in meist 2—3 enge Schraubenwindungen auf und strecken dann ihr Endstück zu einem geraden oder schwach gekrümmten Faden, welcher gegen die Thallusoberfläche und aus dieser heraus ins Freie wächst, hier oft schmal-flaschenförmig verbreitert, und sein Längswachsthum definitiv beendigend, wenn das ins Freie getretene Stück etwa 4—6 Mal so lang als breit geworden ist (Fig. 101).

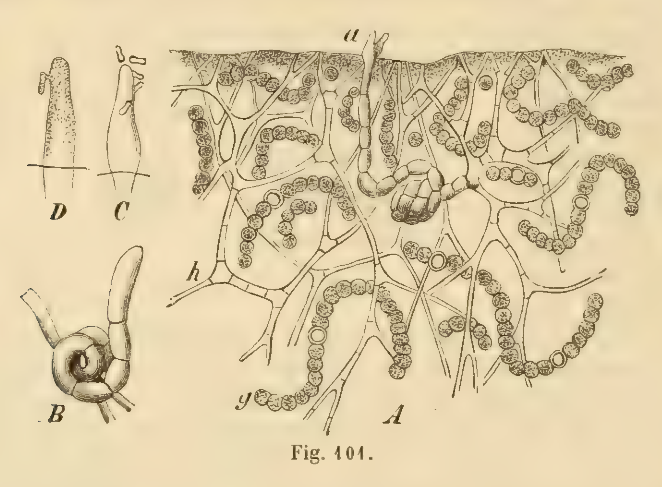


Fig. 101.

Die fernere Entwickelung erweist den schraubig aufgerollten Theil des Archicarps als den Ausgangsort für die Bildung der Asci, Ascogon, den gestreckten, mit seiner Spitze über die Thallusfläche hervorstehenden als das die Befruchtung empfangende und auf das Ascogon übertragende Organ, Trichogyn[1]). Beide Theile werden in dem Maasse als sie wachsen durch Querwände in cylindrische Zellen getheilt, von denen auf das Ascogon etwa 12, auf das Trichogyn ebensoviel oder mehr kommen; die Zellen sind sämmt-

Fig. 101. Collema microphyllum. *A* Querschnitt durch den Thallus, *h* die Hyphen, *g* die Alge desselben (vgl. § 115). *a* über die Thallusfläche ragendes Trichogyn, in welches das dem Thallus eingebettete schraubige Archicarp endigt. *B* Einzeln gezeichnetes jüngeres Archicarp. *C*, *D* über die (durch die Querlinie angedeutete) Thallusfläche ragende Trichogynspitzen mit Spermatien in Verbindung. Nach Stahl. *A* 350- die übrigen Fig. 750mal vergr.

1) Für die analogen Organe der Florideen von Bornet und Thuret eingeführter Ausdruck; vgl. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. VII, p. 137.

lich zunächst zartwandig und von homogen-hyalinem Protoplasma erfüllt. Die Archicarpentwickelung findet vorzugsweise statt unter denselben äusseren Bedingungen unter welchen die Spermatien entleert werden — spontan in feuchter, regnerischer, kühler Jahreszeit. Treffen nun die auf die Thallusoberfläche gelangten Spermatien hier eine frisch entwickelte Trichogynspitze, so kleben sie dieser, oft in grosser Zahl fest an, und trotz der Schwierigkeit genauer Untersuchung so kleiner, dem relativ dicken Trichogyn anhaftender Körperchen, konnte Stahl wiederholt beobachten, dass einzelne einen kurzen Fortsatz treiben, durch welchen ihr Protoplasma mit dem der Trichogynspitze in Continuität tritt (Fig. 101, *D*). Folge dieser Vereinigung mit Spermatien sind characteristische von der Spitze nach der Basis fortschreitende Veränderungen des Trichogyns, des Ascogons und seiner Umgebung. Sie bleiben aus, wenn die Vereinigung mit den Spermatien unterbleibt. Sie bestehen darin, dass die Zellen des Trichogyns ihren Turgor verlieren, zu dünnen Strängen zusammen sinken; nur ihre Querwände behalten die ursprüngliche Breite und quellen zugleich in der Richtung der Höhe stark auf, so dass sie knotige Anschwellungen in der collabirten Reihe darstellen. Die Zellen des Ascogons bleiben turgescent, zartwandig und protoplasmareich; sie nehmen an Volumen und, durch Quertheilungen, an Zahl zu. In der Umgebung des Ascogons endlich beginnt an den benachbarten Thallushyphen die Bildung zahlreicher Zweige, welche, sich reich weiter verästelnd und verflechtend, das Ascogon sowohl aussen umwachsen, als auch zwischen seine Windungen, diese auseinanderdrängend, eindringen und dasselbe bald in ein dichtes Fadenknäuel einschliessen, den Anfang der Fruchthülle. Das Knäuel ist zuerst rund; es nimmt den im Innern des Thallus gelegenen Ort ein, an welchem das von ihm umschlossene Ascogon entstanden war. Hat es eine bestimmte Grösse erreicht (vgl. Fig. 102), so treiben die Hyphen seiner der nahen Thallusoberfläche zugekehrten Seite wiederholt verästelte Zweige, deren Endverzweigungen als die ersten Paraphysen geradeaus gegen die Thallusfläche wachsen und in dieser endigen, nachdem sie das ihnen im Wege stehende Thallusgewebe verdrängt haben. Zugleich nimmt das ursprünglich runde Knäuel in Richtung der Thallusoberfläche — wohl vorzugsweise durch centrifugal-progressive Bildung neuer Hyphenzweige an seinem seitlichen Umfang — an Breite zu, derart dass es die Gestalt einer concaven mit ihren Rändern die Thallusoberfläche schneidenden Scheibe erhält; es bildet sich so aus zu dem schliesslich pseudoparenchymatischen, an seinem in der Thallusoberfläche stehenden Rande später noch lange Zeit in die Breite wachsenden Excipulum. In dem Maasse als diese Ausbildung desselben fortschreitet entsprossen seiner der Thallusoberfläche zugekehrten Seite successive neue, den anfänglichen gleiche, das im Wege stehende Thallusgewebe verdrängende Paraphysen, bis endlich der Raum zwischen Excipulum und Thallusfläche von einem aus lückenlos neben einander stehenden Paraphysen bestehenden Hymeniumanfang erfüllt wird. Das Ascogon ist dem Wachsthum des Excipulums anfangs langsam gefolgt durch intercalares Wachsthum und unter Lockerung und Lösung der Schraubenwindungen. Bei weiterer Entwickelung sprossen aus ihm die ascogenen Hyphen hervor, welche sich, wesentlich wie bei Ascobolus, in der Ursprungs-

zone der Paraphysen, der **Subhymenialschicht** unter reicher Verzweigung ausbreiten und als Zweige letzter Ordnung die Asci successive zwischen die Paraphysen einschieben (Fig. 102).

Die von Stahl ebenfalls untersuchten **Physma**-Formen stimmen mit Collema überein bis auf folgende Besonderheiten. Die Archicarpien entspringen hier von den Hyphen, welche den bauchigen Grund der Spermogonien bilden, und zwar zu 4—8 an einem Spermogonium. Ihre Ascogone sind wenig gekrümmt und in das Hyphengeflecht der Spermogonwand eingeschlossen, die

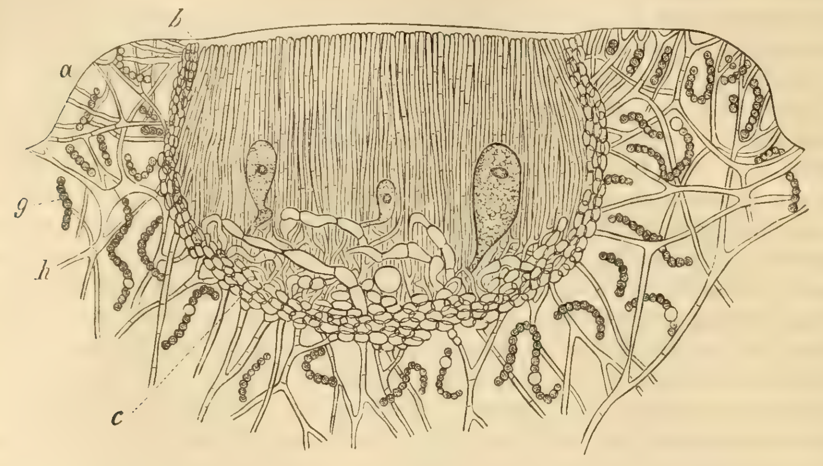


Fig. 102.

Trichogyne treten an der Aussenseite dieser hervor. Die Entleerung der Spermatien eines Spermogoniums cooincidirt in der Regel mit der Ausbildung der zugehörigen Trichogyne, diese werden mit anhaftenden Spermatien bedeckt. In den entleerten Spermogoniumraum aber wachsen jetzt, von seiner Wand aus, unter Verdrängung der Sterigmen, Paraphysen um ihn bald, als ein lückenlos dichtes, nach der früheren Aussenmündung convergirendes Büschel auszufüllen; in die hierdurch bestimmte Subhymenialzone wachsen von den Carpogonen aus ascogene Zweige und treiben die Asci zwischen die Paraphysen ein; das Spermogonium wird so zur Sporenfrucht umgewandelt.

Borzi hat Stahl's Beobachtungen an anderen Collemaceen-Species mit bestätigenden Resultaten wiederholt.

9. Zweifelhafte, noch wiederholter Untersuchung bedürftige Fruchtanlagen, resp. Archicarpien, werden von Woronin für Sphaeria Lemaneae, Sordaria fimiseda, Peziza granulata und P. scutellata, von Tulasne für Peziza melanoloma angegeben; von R. Hartig für Rosellinia quercina und Nectria.

Fig. 102. Collema microphyllum. Medianschnitt durch ein im Thallus sitzendes junges Apothecium. *h* und *g* wie in Fig. 101. *b*—*c* Excipulum und Hypothecium. Von letzteren entspringen dicht gedrängt die aufrechten Paraphysen und zwischen diesen beginnt an den über dem Hypothecium verbreiteten ascogenen Hyphen die Bildung der Asci. Nach Stahl. Vergr. 530.

10. Polystigma rubrum und fulvum. Der Thallus dieser Pilze bildet scheibenförmige dichte Stromata im lebenden Blattgewebe von Prunus-Arten. Er bildet Spermogonien, welche denen von Collema ähnlich gebaut sind und fadenförmige, gekrümmte Spermatien erzeugen. Zugleich oder wenig später erscheinen in seinem Innern die jüngsten Anlagen der Perithecien. Sie stellen kleine, von dicht mit einander verflochtenen Hyphenfäden gebildete Knäuel dar, Primordien, die in den ersten Stadien vollkommen gleichartig gebaut sind, keinerlei Differenzirung zeigen. Die einzelnen Zellen dieser Knäuel unterscheiden sich von den Thalluszellen durch ihre geringen Dimensionen, namentlich aber dadurch, dass Jodlösung sie nicht blau (vgl. S. 10) sondern gelbbraun färbt. Mit zunehmendem Wachsthum der Knäuel nehmen die Zellen im Innern derselben ein zarteres, durch Abnehmen der Wandverdickung bedingtes Aussehen an und füllen sich statt dessen stark mit protoplasmatischem Inhalt. Unter ihnen macht sich jetzt ein spiralig gewundener, aus breiten und ziemlich kurzen Zellen gebildeter Faden bemerkbar, der namentlich durch Jodfärbung schön hervortritt. Seine zwei bis drei Windungen erstrecken sich durch den Raum des ganzen Primordium, das in diesem Stadium meist eine länglich eiförmige Gestalt angenommen hat. Das Ende des Fadens erhebt sich über das Primordium hinweg und dringt, die Mycelzellen durchschreitend, bis an die Blattoberfläche vor, wo es durch eine Spaltöffnung ins Freie gelangend der Trichogynspitze der Stahl'schen Collemaceenascogone vollkommen gleicht. Die Spitze ist meist von feineren Mycelfäden begleitet, die nach dem Absterben der ersteren ebenfalls aus der Spaltöffnung hervorwachsen und ein pinselförmiges Büschel darstellen (Begleitfäden). Anhaften der Spermatien an der Trichogynspitze wurde zwar häufig gesehen, jedoch konnte in keinem Fall ein innigerer Zusammenhang, namentlich keine Copulation nachgewiesen werden. Nach geraumer Zeit beginnen die Zellen dieses Trichogynfadens von oben her abzusterben und in dem Thallusgeflecht unkenntlich zu werden unter gleichzeitiger Vergrösserung der ganzen Perithecienanlage, deren äussere Schichten durch Streckung ihrer Zellen die junge Perithecienwand darstellen. Der zurückgebliebene Theil des Spiralfadens, das Ascogon vergrössert seine Zellen ebenfalls stark und erscheint jetzt als stark lichtbrechender, dicker Zellstrang. In diesem Stadium verbleibt bei P. rubrum die Anlage den Winter hindurch, während die Weiterentwickelung bei P. fulvum sofort vor sich geht. Sie besteht darin, dass die Hülle sich nach oben hin conisch erhebt, während der Grund der Anlage sich abplattet und gleichzeitig das Innengewebe gallertig verquillt. Das Ascogon liegt auf dem Grunde der Anlage unregelmässig hingezerrt. Zwischen seinen Zellen hindurch entsendet das Hyphengeflecht der Perithecienbasis Paraphysen als dicke, mit bald gallertig verquellenden Wänden versehene Zellreihen, während der obere Theil der Perithecienwand von Periphysen ausgekleidet wird. Die Zellen des Ascogons, und zwar, soviel beobachtet werden konnte alle, treiben ihrerseits gleichfalls Ausstülpungen die sich zu protoplasmareichen Fäden verlängern, sich verzweigen und bald zwischen dem Basalgewebe der Paraphysen ein feinfädiges Geflecht, die ascogenen Hyphen darstellen, deren letzte Verzweigungen sich als Asci erheben und mit zunehmendem Wachsthum die Paraphysen verdrän-

gen und auflösen. Die Periphysen verschwinden gleichfalls, das Basalgewebe der Asci und Paraphysen verquillt zur Unkenntlichkeit, so dass im fertigen Zustande das Perithecium eine breit eiförmig-conische Gestalt hat mit undeutlicher Mündung. Die Wand besteht aus 3—4 Lagen nicht sehr verdickter, gestreckter Zellen.

Phyllachora Ulmi scheint mit den beschriebenen Vorgängen viel Aehnlichkeit zu zeigen.

11. Das keulenförmige Stroma von Xylaria polymorpha (Fig. 103) besteht nach meinen früheren Untersuchungen (1. Aufl.) in der Jugend aus einem weissen Marke, welches von einer festen, schwarzen Rindenschichte eingeschlos-

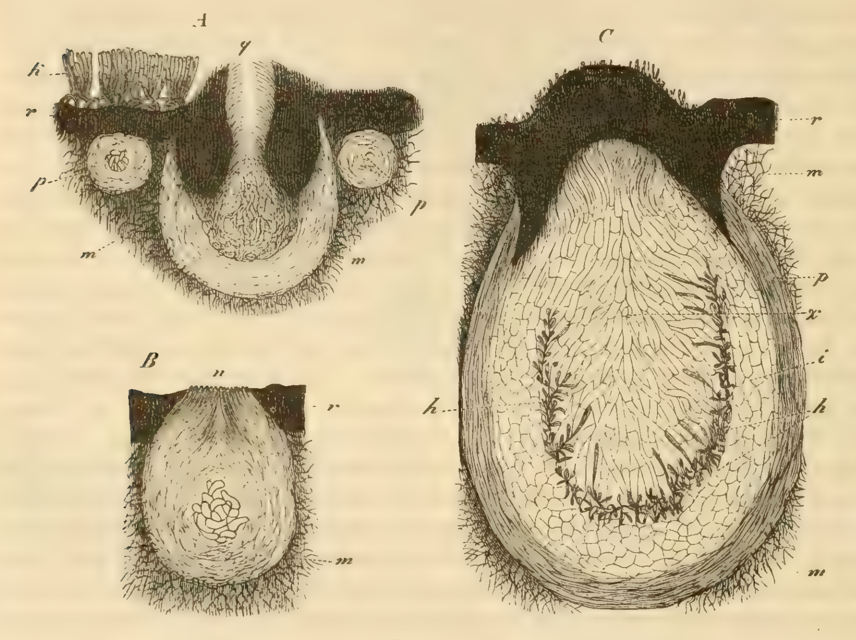


Fig. 103.

sen ist. Jenes wird von einem lufthaltigen Geflechte farbloser Hyphen gebildet, die Rindenschichte des fruchttragenden Theiles von kleinzelligem pseudoparenchymatischem Gewebe. Letztere ist aussen überzogen von dem später zu beschreibenden gonidientragenden, zuletzt zerfallenden Hymenium. Die ersten

Fig. 103. Xylaria polymorpha Fr. Querschnitte durch junge Stromata, mit mehr oder minder genau halbirten Perithecien, alle drei 90mal vergr. *r* Cortical-, *m* Medullarschicht des Stroma. *k* Gonidienlager. *A*: *p* sehr junge Peritheciumanlage, mitten, *p'* ebensolche neben der Mittelebene durchschnitten. *q* ältere Peritheciumanlage. *B* Peritheciumanlage, deren Mündungstheil *n* die Corticalschicht durchbricht. *C* Fast erwachsenes Perithecium. Der Schnitt ging neben der Mündung (die wie bei *q* beschaffen ist) her, im Uebrigen durch die Mittelebene. *p* äussere, *i* innere Perithecienwand, *x* die grosszelligen die Mitte erfüllenden Paraphysen; das transitorische Innengewebe ist durch sie völlig verdrängt. *h* Innenfläche der Wand, mit den Insertionen der Paraphysen und Asci.

Anlagen, Primordien, der Perithecien (*A*, *p*) zeigen sich in Form kleiner, kugeliger Körper, welche dicht unter der schwarzen Rinde in dem Marke liegen und sich von dem Gewebe dieses dadurch sofort unterscheiden, dass sie luftfrei, daher durchsichtig sind. Sie bestehen aus einem dichten Geflechte zarter Hyphen, welche weit geringere Dicke haben, als die des ursprünglich vorhandenen Markes, und daher als Neubildung in diesem entstanden sein müssen. In etwas älteren Stadien liegt in der Mitte der Kugel ein unregelmässiges grosszelliges Knäuel. Die Kugeln vergrössern sich zunächst, unter gleichbleibender Gestalt, Structur und Lage, nach dem Marke hin. Dann erhebt sich von ihrer an die Rinde grenzenden Portion ein dichtes, breit- und abgestutzt kegelförmiges Büschel gerader Hyphen, welches sich gegen die Rinde hin streckt, diese erst wenig vortreibt und dann allmählich durchbohrt, so dass die Enden seiner Elemente über die Oberfläche vorragen (*B*, *n*). Die Peritheciumanlage hat somit die Gestalt eines Eies erhalten, dessen breiterer Theil im Marke liegt und die Anlage des Grundtheils des Peritheciums ist, während das schmale in die Rinde eingekeilte Ende die Anlage des Halses mit der Mündung bildet. Schon früh entsteht in der Mittellinie des letzteren, in nicht genauer ermittelter Weise, der von Periphysen ausgekleidete Canal, während die Elemente in seiner Peripherie derbwandig und schwarz werden, der Hals daher bald von einer schwarzen, mit der Rinde continuirlich zusammenhängenden Aussenwand umgeben ist (*q*). Der Process des Schwarzwerdens schreitet gegen den Grund des Peritheciums sehr langsam fort und erreicht hier erst bei der Reife seine Vollendung. Nach Anlegung des Halses dehnt sich der Grundtheil des Peritheciums weiter in das Mark hinein aus. Sein Umfang wird dabei stets von einer Schichte fest verflochtener, der Oberfläche parallel laufender, dünner Hyphen eingenommen: der später ebenfalls derb und schwarz werdenden, äusseren Wandschicht. Diese umschliesst eine verworrene, den ganzen Innenraum ausfüllende Fadenmasse, deren Hyphen, mit Ausnahme der schon erwähnten grossen Zellen, zart und dünn bleiben, und in Wasser stark aufquellen. Ueber die weitere Entwickelung haben Fisch's Untersuchungen folgendes ergeben.

Der peripherische Theil des letztgenannten zarten Fadengeflechts nimmt an dem ferneren Wachsthum activen Antheil, indem er sich zu der etwa 6—8 Zellschichten starken, zartwandigen, hyalinen pseudoparenchymatischen Innenwand oder Subhymenialschicht ausbildet. Der ganzen Innenfläche dieser entsprossen zuerst dünne und vereinzelte, allmählich aber dicht gedrängte, gegen die Mitte convergirende, ebenfalls hyaline, grosszellige, mit gelatinös-quellbaren Wänden versehene Paraphysen; und, allenthalben zwischen den Insertionspunkten dieser mit den Elementen der Subhymenialschicht in Continuität stehende kleinzellige protoplasmareiche ascogene Hyphen. Die definitive Ausbildung letzterer findet erst wenn der Innenraum von den Paraphysen ganz erfüllt ist, und auf Kosten dieser statt. Mit Beginn der Paraphysenbildung und in dem Maasse als dieselbe fortschreitet wird das primordiale Geflecht, soweit es nicht zum Aufbau der Innenwand verwendet ist, gallertartig gelockert, aufgelöst und durch die Paraphysen verdrängt. Letzteres gilt auch für das vorhin kurz berührte grosszellige Knäuel, auf welches jetzt zurückzukommen ist. In

der sehr jugendlichen Anlage, bei welcher es oben zuerst erwähnt wurde, ist dasselbe oft deutlich zu erkennen als eine unregelmässig zusammengerollte einfache Reihe relativ grosser protoplasmareicher cylindrischer Zellen. In manchen Fällen mag es dahin gestellt bleiben ob es von einer oder von mehr als einer Reihe gebildet wird. Es gleicht, zumal in dem ersteren Falle, vollständig dem Ascogon von Polystigma, nur mit dem Unterschiede, dass es immer ganz in die kugelige Anlage eingeschlossen ist, ohne einen Trichogyn-Fortsatz aus dieser hervorzusenden. An der Bildung der Asci nimmt es keinen directen Antheil. Vielmehr werden, in dem Maasse als das Primordium an Volumen zunimmt, seine Windungen auseinander gezogen, dann selbst stückweise von einander getrennt durch die sich zwischenein schiebenden Verzweigungen des transitorischen primordialen Hyphengeflechts. Das ganze Knäuel bleibt in diesem eingeschlossen und erleidet mit ihm die gallertige Verquellung und Auflösung; nur selten sieht man kleine Theile desselben in die Subhymenialschicht aufgenommen werden und sich hier der sichern Verfolgung entziehen. Von den Zellen des Knäuels leisten der Auflösung am längsten Widerstand die Querwände, welche eine Zeit lang sogar ähnlich jenen der Collema-Trichogyne zu stark lichtbrechenden Platten anschwellen. Schliesslich erfolgt aber völliges Schwinden; die letzten Reste sind noch erkennbar wenn die Paraphysenbildung beginnt.

Nach den zahlreichen Untersuchungen Füisting's [1]) ist es mehr als wahrscheinlich, dass die Perithecienentwickelung nicht nur bei allen Xylaria-Arten, bei Ustulina wo ich sie schon früher beobachtete, sondern auch bei den Genera Diatrype, Stictosphaeria, Eutypa, Nummularia, Quaternaria, Hypoxylon im Innern des Stroma wesentlich in der gleichen Weise verläuft wie für X. polymorpha beschrieben wurde, abgesehen natürlich von specifischen Differenzen in der Gestaltung und zumal der Bildung von Wand und Mündung. Ueberall tritt insbesondere in dem das Primordium bildenden zarten Hyphenknäuel jene unregelmässig zusammengerollte Reihe weiter protoplasmareicher Zellen auf, welche F. die Woronin'sche Hyphe nennt; überall beobachtete F. das allmähliche Schwinden dieser, ohne dass ein directer Zusammenhang nachweisbar war zwischen ihr und den ascogenen Hyphen, welche schliesslich sammt den Paraphysen der Perithecienwand entsprossen, in der gleichen örtlichen und zeitlichen Beziehung zu diesen wie bei Xylaria. — Allerdings haben sich seit Füisting die Anschauungen und Fragestellungen derart geändert, dass seine Angaben nicht für unumstösslich sicher gelten können und erneute Untersuchung nicht überflüssig sein dürfte.

12. Die Fruchtkörper der Sclerotinia Sclerotiorum, deren Gestaltung S. 56 kurz beschrieben wurde (vgl. Fig. 106) zeigen, sowie die Becherverbreiterung beginnt, zwischen schon vorher vorhandenen Paraphysen die ersten Asci, und in dem wachsenden Rande des Bechers treten successive neue Paraphysen hinzu und zwischen ihnen nachher Asci, anfangs einzeln, successive an Menge zunehmend und die Paraphysen verdrängend. Asci und Paraphysen sind selbstverständlich Zweige, resp. Zweigenden der Hyphen, aus welchen das ursprüng-

1) Bot. Zeitg. 1867.

liche Bündel bestand. Sind erstere aber einmal vorhanden, so gelingt es nicht, sie mit den Paraphysen auf gemeinsame Stammfäden zurückzuführen, man findet, wie auch Brefeld[1]) angiebt, nur Hyphen, welche entweder in Paraphysen oder in zahlreiche Asci endigen; letztere Hyphen ragen tief in die Subhymenialschicht hinein. In dieser sind die ascogenen Hyphen von den anderen nicht zu unterscheiden, wo der erste Ursprung jener liegt, bleibt unklar. Die Untersuchung der ersten Anlegung der Becher in dem Sclerotium führt wenigstens zu einer Vermuthung hierüber. In den feucht gehaltnen Sclerotien tritt, bevor aussen irgend etwas von Fruchtkörpern sichtbar wird, die Bildung

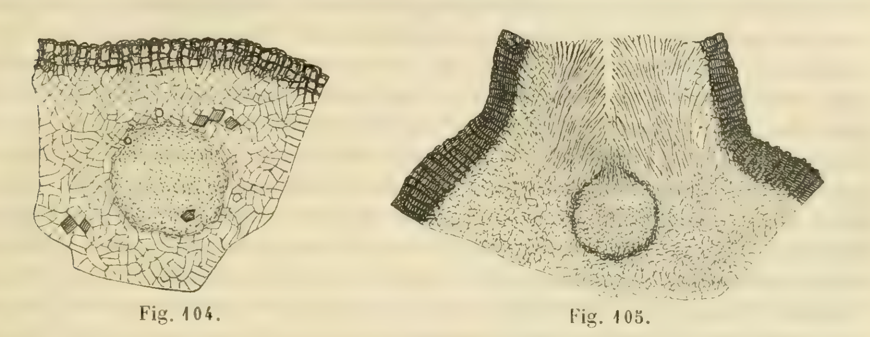


Fig. 104. Fig. 105.

von Körpern ein, welche auch hier Primordien heissen mögen (Fig. 104). Dieselben erscheinen in grosser Menge in der Peripherie des Sclerotiums, dicht unter der schwarzen Rinde oder etwas weiter innen, als durchsichtige runde Körper von etwa 70—100 μ Durchmesser. Sie bestehen aus einem wirren Knäuel sehr enger, mit gelatinösen Membranen versehenen Hyphenäste; die protoplasmaerfüllten Lumina dieser scheinen in homogener Gallerte zu verlaufen. Sie entstehen, indem an einzelnen der derben Markhyphen des Sclerotiums, welche durch nichts weiter ausgezeichnet sind, Zweige auftreten, die sich zu dem Knäuel ausbilden, unter gleichzeitiger Verdrängung und gelatinöser Desorganisation angrenzender Markhyphenstücke. Das Hyphenbündel, aus welchem ein Becher entsteht, bricht nun immer über einem solchen Pri-



Fig. 106.

Fig. 104—106. Sclerotinia Sclerotiorum. Fig. 104. Dünner senkrechter Durchschnitt durch die Peripherie eines feucht gelegenen, zum Austreiben bereiten Sclerotiums. Unterhalb der schwarzen Rinde ein Fruchtprimordium. Die dunkeln eckigen Körper sind Calciumoxalat. Vergr. 150. Vgl. auch Fig. 14, S. 33.

Fig. 105. Medianschnitt durch eine die Rinde durchbrechende junge Fruchtanlage. Vergr. 90, aber nach stärkeren Vergrösserungen ausgeführt.

Fig. 106. Sclerotiummit acht ausgetriebenen Fruchtkörpern verschiedenen Alters, nat. Gr.

1) Schimmelpilze IV.

mordium hervor (Fig. 105), und zwar besteht dasselbe aus einem kleinern centralen Theile, welcher sich direct von dem Primordiumknäuel abzweigt und einer stärkeren peripherischen Masse, deren Elemente im Umkreis des Primordiums, als Zweige der derben Markhyphen entstehen. Das centrale Bündelchen ist kurz, die peripherischen Hyphen um so länger, je näher der Peripherie, und gleich Pyrenomyceten-Periphysen mit ihren Enden gegen die Mittellinie convergent, so dass auf dem Scheitel des Ganzen eine schon oben (S. 56) angedeutete enge Vertiefung entsteht. Im übrigen ist zwischen beiderlei Hyphen selbst schon jetzt kein bestimmter Unterschied im Bau zu bemerken und während des nun erfolgenden progressiven Wachsthums des ganzen Körpers hört jede Möglichkeit der Unterscheidung auf. Es ist nun aber nicht unwahrscheinlich, dass die Differenz mit der Ascusanlage wiederum hervortritt, dass nämlich die dem Primordium entsprossten Hyphen die ascogenen sind, jenes also ein Ascogon ist, während aus den peripherischen der Hüllapparat der Frucht mit den Paraphysen wird; dass also die hervorbrechende Fruchtanlage von Anfang an beiderlei Elemente neben einander, wenn auch als anatomisch nicht unterscheidbare enthält. — Nach dem Vorbrechen des Fruchtkörpers wird der ursprüngliche Bau des Primordiums undeutlich, sein Ort bleibt jedoch meist dadurch sehr kenntlich, dass die Wände der Markzellen in seinem Umkreis braune Farbe annehmen, welche sich zuletzt oft auch auf das Primordium erstreckt. — Die Zahl der Primordien in einem Sclerotium ist wohl immer weit grösser als die der zur Ausbildung kommenden Früchte; viele gehen unter Bräunung ihrer Peripherie, auch unter Verdrängung durch benachbarte vorbrechende Früchte zu Grunde.

Sclerotinia Fuckeliana zeigt den beschriebenen ganz ähnliche Entwickelungserscheinnngen, jedoch mit dem die Beobachtung sehr erschwerenden Unterschiede, dass die Primordien nicht im Inneren des Sclerotiums, sondern auf seiner Aussenfläche entstehen. Ein schmales, von dem Mark entspringendes Hyphenbündel durchbricht die Rinde und entwickelt sich auf der Aussenfläche dieser zu einem dichten runden Knäuel, dessen centraler Theil dem Primordium der Scl. Sclerotiorum gleich ist, dessen peripherischer um dasselbe eine grosszellige Hülle bildet. Das runde Knäuel wächst dann zu dem zunächst cylindrischen Fruchtträger aus und an dem Aufbau dieses betheiligen sich vom Primordium und von seiner Hülle entspringende Zweige in demselben Verhältniss wie Primordium und Mark bei Sc. Sclerotiorum. Der Fruchtanfang sitzt daher bald in derselben Form auf der Rinde des Sclerotiums, wie der in Fig. 105 dargestellte unter derselben. Von den Markelementen sind mittlerweile auch mehr Zweige durch die Rinde zur Hülle hingewachsen, so dass jene durchbrochen wird von einem der Fruchtanlage an Breite gleichen, in die Hülle übergehenden Strang, ein Verhältniss, welches hinfort, in der Fig. 19, S. 40 dargestellten Form, bestehen bleibt. Was von der definitiven Ausbildung der Frucht beobachtet werden konnte, ist dasselbe wie bei Scl. Sclerotiorum.

13. Nach Gibelli und Griffini's von Bauke bestätigten Untersuchungen ist bei Pleospora herbarum die Entwickelung des Peritheciums insofern von den vorstehend beschriebenen verschieden, als sich dasselbe durch spät eintretende Differenzirung einer anfänglich gleichförmig-pseudoparenchymati-

schen kugeligen Anlage entwickelt. Diese selbst entsteht aus einer, oder zwei aneinander grenzenden Myceliumzellen, welche unter lebhafter allseitswendig wechselnder Zelltheilung zu der kugeligen Anlage heranwachsen. Ein, seltener mehrere Hyphenzweige haben sich vorher der initialen Zelle angelegt, ohne bestimmte Ordnung und ohne bei der ferneren Entwickelung characteristische Veränderungen zu zeigen. In dem parenchymatischen Körper sprosst dann, unter Verdrängung und Auflösung seines ursprünglichen centralen Gewebes, von der basalen Region aus ein Bündel schmaler Paraphysen in den Innenraum hinein; und später — bei den beobachteten Fällen nach winterlichem Ruhezustand — entstehen die Asci »mitten unter den Paraphysen als Auszweigungen von den Basalzellen der letzteren«, welche dann mit der Reifung der Asci gallertig aufquellen und schwinden.

Aehnliche Vorgänge könnten, nach den allerdings ganz unsicheren Angaben Sollmann's [1]), vielleicht bei dessen Sphaerella Plantaginis zu finden sein.

14. Bei Claviceps purpurea beginnt, nach Fisch's Untersuchung, die Anlage der Perithecien mit der Differenzirung einiger weniger Zellen in der Peripherie des jungen aus dem Sclerotium (S. 40, vgl. auch unten S. 246) hervortretenden Capitulum Zwei bis drei Hyphenzellen erfüllen sich mit stark lichtbrechendem protoplasmatischem Inhalt und beginnen durch Theilung nach allen Richtungen einen rundlichen oder ovallänglichen sehr kleinen Gewebekörper zu bilden, der durch die Kleinheit seiner Zellen, sowie durch die Inhaltsbeschaffenheit der letzteren sich deutlich von dem Pseudoparenchym des Köpfchens abhebt. Die Entstehung der Peritheciumhöhle in diesen Complexen konnte nicht mit aller Sicherheit festgestellt werden. Doch geht sie mit grösster Wahrscheinlichkeit in der Weise vor sich, dass im Inneren die Zellen auseinander weichen, sei es durch einfache Trennung der Wände oder durch Auflösung einer Zellschicht, und so eine Lücke bilden, deren obere Wölbung den grösseren Theil der Perithecienwand bildet, deren untere Fläche sich zur Anlage des Hymenium umgestaltet. Durch Wachsthum in Richtung des Radius des Köpfchens nimmt die ganze Anlage bald eine länglich conische Gestalt an, mit welcher Umgestaltung eine Streckung der ganzen peripheren Zellschichten des Complexes Hand in Hand geht, so die deutliche Abgrenzung der Peritheciumwand bedingend. Die Spitze der Anlage streckt sich kegelförmig nach oben, einen Canal bildend, der von unten nach oben sich mit Periphysen rings besetzt, während aus den oberen Zellschichten der Hymeniumanlage kleine Aussackungen hervorwachsen, die sich in die Länge strecken und sich in Asci umbilden. Paraphysen werden nicht gebildet. Der ganze Vorgang zeigt sonach viel Aehnlichkeit mit den von Bauke für Pleospora gemachten Angaben.

Claviceps jedenfalls sehr ähnlich verhält sich die Perithecienbildung in dem Stroma von Epichloe. Auch für Cordyceps militaris, ophioglossoides, capitata ist, nach Fisch, dasselbe wahrscheinlich. Ohne initiale Archicarpien, Antheridien oder Spermatien, sondern lediglich durch späte Differenzirung anfänglich gleichförmig parenchymatischer oder aus eng verflochtenen Hyphen bestehender Theile des Stroma entstehen ferner die Perithecien von Nectria

---

1) Bot. Zeitg. 1864, p. 281.

nach Janowitsch's älteren Untersuchungen und von Cucurbitaria nach Bauke's Andeutungen; bei beiden Genera unter Auflösung des ursprünglichen centralen Pseudoparenchyms zur Bildung des Innenraumes und mit zwischen den Ascis entspringenden Paraphysen. Jene älteren Untersuchungen bedürfen jedoch derzeit erneuter Prüfung. Insbesondere sind in Bezug auf Nectria R. Hartig's oben erwähnte Angaben zu beachten, welcher (für N. ditissima) die Entstehung der Perithecienanlagen aus Archicarpien vermuthet. Diese entständen ursprünglich oberflächlich (unter der Bedeckung der Gonidien bildenden Hyphen) an dem Stroma und würden dann eingehüllt von Aesten benachbarter Hyphen, um mit diesen jene pseudoparenchymatischen Anlagen zu bilden, von welchen Janowitsch's Untersuchung ausgeht. Auch für Epichloe ist die Möglichkeit ähnlicher Vorgänge durch die vorhandenen Untersuchungen nicht völlig ausgeschlossen.

15. Ascodesmis nennt van Tieghem zwei kleine Discomyceten, welche im erwachsenen Zustande kleinen Ascobolis gleichen und durch netzförmig verdickte Sporenmembran ausgezeichnet sind. Die Entwickelung ihrer Früchte beschreibt er nach Objectträgerculturen folgendermaassen. Von einer Zelle des Mycelfadens erhebt sich ein leicht gekrümmter Seitenast, der sich nach kurzem Längenwachsthum pseudodichotom verzweigt; dieselbe Form der Verzweigung wiederholt sich durch zahlreiche Ordnungen, in abwechselnd sich schneidenden Verzweigungsebenen und mit der gleichen Krümmung der successiven Zweige. Diese verflechten sich zuletzt sämmtlich zu einem dicht pseudoparenchymatischen Polster, welches dem Mycelfaden einerseits mittelst eines kurzen Stielchens aufsitzt. Auf der entgegengesetzten Seite sprossen dann aus den Zellen seiner Oberfläche dicht gedrängte Paraphysen hervor, und endlich, zwischen diesen, von derselben Oberfläche successive die Asci. In wieweit etwa eine Differenz zwischen ascogenen und Paraphysen bildenden Zellen in dieser Oberfläche auftritt, oder wenigstens die successive einander folgenden Asci von distincten ascogenen Hyphenästchen entspringen, wird nicht angegeben.

16. Die Apothecien von Sphyridium fungiforme, placophyllum, und der Cladonia Papillaria bestehen im fertigen Zustande aus dichtgestellten Paraphysen und zwischen diese geschobenen Asci, welch letztere im Hypothecium von distincten ascogenen Hyphen entspringen. Nach Krabbe[1]) entstehen die Anlagen dieser Früchte als peripherische Aussprossungen an der Oberfläche des Thallus, und zwar tritt zuerst das Paraphysenlager auf, später die ascogenen Hyphen mit den Ascis. Von einem distincten Carpogon oder Archicarp, welches letzteren den Ursprung gäbe, wurde hier keine Spur beobachtet, auch nichts von der Mitwirkung von Spermatien; vielmehr entstehen die ascogenen Hyphen als Zweige »gewöhnlicher«, d. h. von vegetativen und Paraphysen bildenden nicht unterscheidbarer Hyphen. Die mit Sphyridium der Gestalt nach sehr ähnlichen Früchte von Baeomyces roseus werden als Hyphenknäuel im Inneren, tief unter der Oberfläche des Thallus angelegt und erfahren bereits hier die Differenzirung in Paraphysenlager und

1) Botan. Zeitg. 1882.

ascogene Hyphen. Später brechen sie, in Folge von Streckung ihres Basalstückes als langgestielte Körper aus dem Thallus hervor. Ueber den Ursprung der ascogenen Hyphen aber konnte Krabbe zu keinem anderen positiven Resultat gelangen als bei Sphyridium. Eine sonderbare Verschiedenheit von seinen bisherigen Gattungsverwandten zeigt, nach demselben Autor, Sphyridium carneum. Seine Früchte sind, so weit die Beobachtungen reichen, Scheinfrüchte, fruchtähnliche Aussprossungen des Thallus. Sie bilden weder Paraphysen, noch Asci, noch auch Sporen, sondern nur, unterhalb der Oberfläche, Knäuel von Hyphen, welche den ascogenen verwandter Species im Aussehen gleichen, ohne jedoch zur Ascusbildung zu gelangen.

Nach Krabbe's neuester »vorläufiger« Mittheilung ist bei den Cladonien ausser Cl. Papillaria der ganze grosse Körper, welcher in den Beschreibungen Podetium genannt wird, und z. B. bei Cl. pyxidata die bekannte Becherform, bei Cl. rangiferina die reichästige Strauchform hat, seiner Entstehung nach ein Apothecium. Es entsteht im Inneren eines krusten- oder blattartigen Thalluskörpers als primodiales Hyphenknäuel und bricht durch das Rindengewebe nach aussen vor, um dann durch progressives oder intercalares Wachsthum die definitive Gestaltung zu erlangen. Die Differenzirung ascogener, von den übrigen durch blaue Jodfärbung unterscheidbarer Hyphen und Paraphysen erfolgt ohne distinctes Archicarp, wesentlich wie bei den vorhin genannten Sphyridium- und Cladonia-Formen und zwar entweder (Cl. decorticata) schon an dem eben vorbrechenden Körper, oder erst später, wenn dieser die definitive Becher- oder Strauchform angenommen hat an einzelnen Orten desselben. Ascogene Hyphen und selbst Asci können bei manchen Arten wiederum zu vegetativen auswachsen, und bestimmte Species bringen es, bei normaler Paraphysenbildung nur ausnahmsweise oder gar nicht zur Ausbildung des Ascusapparates. Ausführlichere Mittheilungen des Autors sind abzuwarten, und auf die anatomischen Verhältnisse der Podetien ist im § 115 zurückzukommen.

Es kann wohl, nach der Uebereinstimmung des fertigen Baues, als sicher angenommen werden, dass alle Ascomycetenfrüchte ihrer Entstehung nach sich einem der beschriebenen Typen einordnen oder doch nahe anschliessen; welchem bleibt freilich für jeden Einzelfall zu untersuchen und kann nach dem fertigen Zustande nicht mit Sicherheit entschieden werden. Zum Beleg der erstausgesprochenen Annahme können hier noch die zahlreichen genauen Untersuchungen Schwendener's und Füisting's über die Entstehung von Flechtenfrüchten angeführt werden, bei welchen nur der erste Ursprung der sehr früh differenzirten ascogenen Hyphen unermittelt geblieben ist. Für Lecidea formosa gibt Füisting allerdings eine in der jungen Fruchtanlage vorhandene »Woronin'sche Hyphe« an, und für Parmelia stellaris, pulverulenta, Endocarpon miniatum sagt Stahl[1]: »Es ist gar nicht schwierig, namentlich bei reich fructificirenden Lagern von Parmelia stellaris, über den jungen Fruchtanlagen die äusserst zarten Trichogynspitzen aufzufinden; auch gelang es mir an einzelnen günstigen Präparaten die Continuität zwischen diesen Fortsätzen und den durch ihren reichlichen Plasmagehalt ausgezeichneten Ascogonen nachzuweisen«. Da bei allen diesen Formen Spermogonien und Spermatien wie bei den Collemen vorhanden sind, so liegt die Annahme einer nahen Uebereinstimmung mit diesen zunächst. Der genauere Nachweis derselben fehlt jedoch noch; für Verrucaria, Pyrenula, Polyblastia-Arten gibt Füisting an, seine Woronin'sche Hyphe nicht gefunden zu haben, und Krabbe's oben erwähnte Resultate machen für die Flechtenpilze welche sie betreffen ein anderes Verhalten wenigstens höchst wahrscheinlich.

1) l. c. p. 41.

Was die übrigen beobachteten Erscheinungen der hier in Rede stehenden Flechtenfrüchte betrifft, so werden sowohl die Apothecien als auch die Perithecien nicht wie bei Collema und in den meisten Krabbe'schen Fällen, an der Oberfläche, sondern im Innern des Thalluskörpers, als zarte primordiale Hyphenknäuel wie bei Xylaria, angelegt und treten erst im Verlaufe weiterer Entwickelung an die Oberfläche, indem sie das darüber liegende Thallusgewebe — in nach Species verschiedener Form — verdrängen. Bei den Formen mit Apothecien — nach Untersuchungen an Arten von Placodium, Lecanora, Zeora, Callopisma, Lecidea, Blastenia, Bacidia, Pannaria — sprosst schon frühe von der ganzen der Thallusoberfläche zugekehrten, obern Seite des primordialen Knäuels ein dichtes Büschel nach aussen gerichteter, zarter und verzweigter Fäden hervor: die ersten Paraphysen. Eine äusserste, oben offene, je nach dem Einzelfalle verschieden mächtige Schicht solcher Fäden umgibt das Paraphysenbüschel und verläuft in die Oberfläche des primordialen Knäuels; diese Schicht ist das Excipulum, freilich nicht ganz in dem Sinne, in welchem die bisherige beschreibende Lichenologie dieses Wort gebraucht. Das Excipulum entsteht entweder gleichzeitig mit den ersten Paraphysen, so zwar, dass die äussersten Reihen des Büschels zu den Hyphen des Excipulums werden (Placodium, Lecanora, auch wohl Lecidea u. s. w.); oder das Excipulum ist früher als die Paraphysen vorhanden (Blastenia ferruginea Huds. nach Füisting). Indem nun die Fäden des primären Paraphysenbüschels in die Länge wachsen und neue, sich senkrecht zwischen die ersten einschiebende Aeste treiben; indem ferner das Excipulum durch Bildung neuer, sich einschiebender Hyphen seine Fläche überall vergrössert; indem dasselbe endlich durch Neubildung in seinem Rande wächst und innerhalb dieses fortwährend neue Hyphenzweige treibt, welche den primären Paraphysen gleich sind und sich diesen aussen anlegen; indem alle diese Processe gleichzeitig erfolgen, wächst die junge Frucht durch Neubildung in die Höhe und Dicke. In dem unteren Theile des ursprünglichen Paraphysenbüschels dauert die Einschiebung neuer Zweige eine Zeitlang in der Art fort, dass aus dem zuerst parallelfädigen ein unordentlich verflochtenes, von dem primordialen Knäuel nicht mehr unterscheidbares Geflecht entsteht. Der Neubildung folgt unmittelbar Vergrösserung durch Ausdehnung der vorhandenen Elemente. Das ganze Wachsthum ist am ersten in der Mitte der Frucht vollendet, am längsten, und oft lange nach dem Hervortreten an die Thallusoberfläche, dauert es in dem oberen Rande des Excipulums und dicht unterhalb desselben fort, hier werden daher der Frucht andauernd neue Formbestandtheile in progressiver Folge durch Apposition hinzugefügt. Die ascogenen Hyphen sind mit dem Erscheinen der ersten Paraphysen gleichfalls vorhanden.

Die Entstehung der Lichenen-Perithecien aus dem primordialen Knäuel entspricht im allgemeinen dem für Xylaria, Polystigma etc. beschriebenen Gang, nur dass der erste Ursprung der ascogenen Hyphen unbekannt ist. Einzelheiten sowohl wie Abweichungen von der Regel sind bei genannten Autoren, zumal Füisting und Krabbe zu vergleichen.

Der Entwickelungsgang der Ascomyceten.

§ 65. Der Gesammtentwickelungsgang der Ascomyceten ist für dieselben Species wie die Fruchtentwickelung vollständig studirt, für viele andere hinreichend genau, um sichere Beurtheilung und Vergleichung mit jenen zu gestatten.

In dem einfachsten Falle erwächst, unter normalen Verhältnissen, aus der keimenden Spore direct ein Mycelium oder ein Thalluskörper, an welchem ebenfalls direct die Sporenfrüchte nach den beschriebenen Modi entstehen, ohne dass andere, nicht zur Bildung der Sporenfrucht gehörige Fortpflanzungsorgane zur Entwickelung kämen. So bei Eremascus albus, Hypocopra fimicola, Ascobolus furfuraceus, Pyronema, Gymnoascus, bei Collema-Arten, Endocarpon pusillum, Thelidium minutulum und wohl sehr vielen, wenn nicht allen

Lichenenpilzen; bei Sclerotinia Sclerotiorum ist der gleiche Gang wenigstens ganz vorherrschende Regel, aus dem Sporen-Keimschlauch erwächst ein fädiges Mycelium, dieses bildet Sclerotien, diese wiederum Sporenfrüchte. Einzelne, zufällig etwa in den Mycelien vorkommende ruhende und dann wieder zum Wachsthum übergehende Zellen können hier ebensowenig wie die (§ 116 zu behandelnden) Soredien von Lichenen in Betracht kommen. Schärfer characterisirte Gonidienbildungen fehlen diesem Entwickelungsgang.

In einem zweiten Falle kann die Entwickelung wie in dem ersten ablaufen; sehr oft ist aber in den Gang derselben eingeschaltet die Entwickelung distincter Gonidien, deren Keimungsproducte sich jenen der Ascosporen gleich verhalten. Als sicheres Beispiel hierfür ist Sclerotinia Fuckeliana zu nennen[1]). Aus der keimenden Ascospore erwächst ein primäres Mycelium, welches im allereinfachsten Falle unmittelbar, ohne distincten Zwischenzustand, Sporenfrüchte produciren kann. Ich habe dieses einmal, in einer Objectträgercultur (in Traubensaft), und in einem einzigen Exemplar beobachtet. Die Sporenfrucht entwickelte sich direct aus einem dem Anfange eines Sclerotiums gleichsehenden Büschel von Mycelzweigen, ihre Initialzustände waren im übrigen nicht genauer untersucht worden. Regel ist die Bildung von Sclerotien (S. 36) an dem primären Mycelium. Aus den Sclerotien nun sprossen entweder, wie bei P. Sclerotiorum, wiederum nur Sporenfrüchte hervor; oder aber fädige Gonidienträger, welche unter dem Namen Botrytis cinerea Pers. bekannt sind. An einem Sclerotium tritt immer nur die eine der beiden Entwickelungsformen auf, niemals beide mit oder nach einander. Dieselben Gonidienträger können auch direct an dem Mycelium entstehen, welches aus Ascosporen erwachsen ist, unbeschadet späterer Sclerotienbildung; ein allerdings nicht sehr häufiger Fall. Aus den keimenden Gonidien endlich erwächst ein Mycelium, welches alle Eigenschaften des aus der Ascospore erwachsenen hat und die nämlichen Producte wie dieses liefert — mit der Einschränkung jedoch, dass es weit mehr als das andere zur Bildung von Gonidienträgern neigt. Zu diesen Erscheinungen kommt noch in manchen Fällen die Bildung besonderer abortiver Gonidien, oder zweifelhafter Spermatien, welche erst unten (§ 74) besprochen werden sollen.

Drittens gibt es eine Menge Ascomycetenspecies, für welche der Gang der ersten Kategorie zwar als möglich zugegeben werden muss, aber thatsächlich nie beobachtet ist. Vielmehr bildet hier das aus der Ascospore entstandene primäre Mycelium (resp. der Thalluskörper) stets Gonidien. Will man ganz rigoros verfahren, so muss man hier wiederum zwei Unterkategorien unterscheiden, nämlich:

a) Das primäre, aus der Ascospore direct entstehende Mycelium ist auf ein Promycelium reducirt (§ 31), dieses bildet Sporidien, aus welchen dann der definitive Thallus erwächst, um sich weiterhin wie in der ersten Kategorie oder wie in den unten unter *b*) genannten Fällen zu verhalten. So bei Polystigma rubrum, wohl auch, nach der Keimung der Ascosporen zu schliessen, bei Rhytisma Andromedae.

---

1) Vgl. Pirotta, N. Giorn. Bot. Ital. XIII, p. 130.

Die Gonidienbildung ist hier also, der Regel nach, ein nothwendiges Zwischenglied, ohne dessen Einschaltung die Ausbildung eines fruchtbaren Thallus gar nicht erreicht wird.

b) Aus der Ascospore erwächst ein reich vegetirendes primäres Mycelium, resp. ein Thalluskörper, deren Entwickelung bei vollständiger Ausbildung mit der Bildung von Sporenfrüchten abschliesst, welche aber vorher thatsächlich immer Gonidienträger mit Gonidien erzeugen. Aus der Keimung letzterer erwächst dann immer wieder ein Mycel oder Thalluskörper von gleichen Eigenschaften und Fähigkeiten wie die des aus den Ascosporen entstandenen. Die Gonidienbildung ist also hier zwar nicht entwickelungsgeschichtlich nothwendig, aber eine factisch nie fehlende Erscheinung. Sie geht im individuellen Entwickelungsgange der Sporenfruchtbildung voraus, die Gonidienträger werden daher oft die Vorformen der Sporenfrüchte genannt.

In dieser dritten Kategorie ist ferner die Gonidienbildung meist höchst ausgiebig, oft — meist aus nachweisbaren äusseren Ursachen — weit reichlicher als die Fruchtbildung; sie kann durch zahlreiche wiederholte Generationen als einzige Reproductionsform der Species auftreten, die Fruchtbildung nur als Seltenheit unter besondern Verhältnissen. Manche Arten haben der Gonidien mehrerlei, die dann ihrem Grössenverhältniss nach unterschieden werden können als Mikro- Megalo- Makrogonidien, oder je nach dem Einzelfall nach anderen Eigenschaften mit besonderen Benennungen.

Die Gonidien werden ferner je nach Specialfall auf der freien Oberfläche des Thallus, durch Einzelhyphen oder in dichten Hymenien gebildet; oder aber in perithecienähnlichen Behältern. Letztere sind von Tulasne Pycniden, die in ihnen gebildeten Sporen resp. Gonidien Stylosporen genannt worden — wenig glückliche Ausdrücke, von denen ersterer hier beibehalten, letzterer durch Pycnosporen resp. Pycnogonidien ersetzt werden könnte.

Alle bekannten Ascomyceten-Gonidien werden in einer der § 16 beschriebenen Formen acrogen abgegliedert und sind nicht schwärmende Zellen.

Beispiele vollständig untersuchter Arten. Die keimende Ascospore der Erysipheen (Fig. 107) treibt einen kurzen Keimschlauch, welcher, auf günstigem Substrat, nämlich lebender Epidermis der geeigneten phanerogamen Pflanze, zuerst ein Haustorium (S. 20, Fig. 6) in eine Epidermiszelle sendet, und dann zu dem auf der Epidermisfläche verbreiteten fadenförmig verzweigten Thallus heranwächst. Kurze aufrechte Aeste dieses Thallus gliedern dann reihenweise succedan grosse farblose, cylindrisch-ovale Gonidien ab, deren jede unter den geeigneten Bedingungen dasselbe Keimungsproduct liefert wie die Ascospore. Jeder aus diesen Keimungen erwachsene Thallus schliesst, wenn er seine volle Entwickelung erreicht, mit der Bildung von Archicarpien und Antheridien, resp. Perithecien ab. Es braucht aber zu diesem Abschlusse nicht immer zu kommen, der Pilz kann vielmehr nur Gonidien bilden und mittelst dieser sich durch unbegrenzt zahlreiche Generationen fortpflanzen. Dieser Unvollkommenheit der Ausbildung liegen meist deutlich nachweisbare äussere Ursachen zum Grunde: Klimatische Verhältnisse einerseits, Mangel des zur vollen Ausbildung nöthigen Nährbodens, also der geeigneten Phanerogamenspecies andererseits. Die Erysiphe des Weinstocks ist hierfür das exquisiteste Beispiel[1]. Nach ihrem ersten Erscheinen und ihrer Verbreitung in Europa kann als sicher angenommen werden, dass sie, von einer anderen Phanerogamen-Species

1) Vgl. Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze III, p. 50.

plötzlich auf unsere Reben übergesiedelt, übertragen worden ist. Am wahrscheinlichsten ist ihre Einwanderung aus Amerika. Trotz ihrer verderblichen Ausbreitung über das ganze weinbauende Europa haben in diesem die sorgfältigsten Untersuchungen nirgends eine Spur von Perithecien auffinden lassen; die ganze Invasion geschah mittelst der massenhaft producirten Gonidien, deren Form dem Pilze den Namen Oidium (O. Tuckeri Brk.) verschafft hat. Die Perithecien sind wahrscheinlich in Nordamerika, auf dort einheimischen Vitis-Arten gefunden und als E. (Uncinula) spiralis Brk. et Curt. beschrieben, doch ist dies nicht sicher.

Mit denselben Worten wie für die Erysipheen lässt sich der Entwickelungsgang von Eurotium und Penicillium, auch das häufige Ausbleiben der Perithecien bei nicht völlig günstigen Vegetationsbedingungen, beschreiben, wenn man von den specifischen Gestaltungen und davon absieht, dass die Arten letztgenannter Gattungen nicht epiphyte Schmarotzer sondern (meistens) Bewohner todter organischer Körper sind. Die Gonidien-

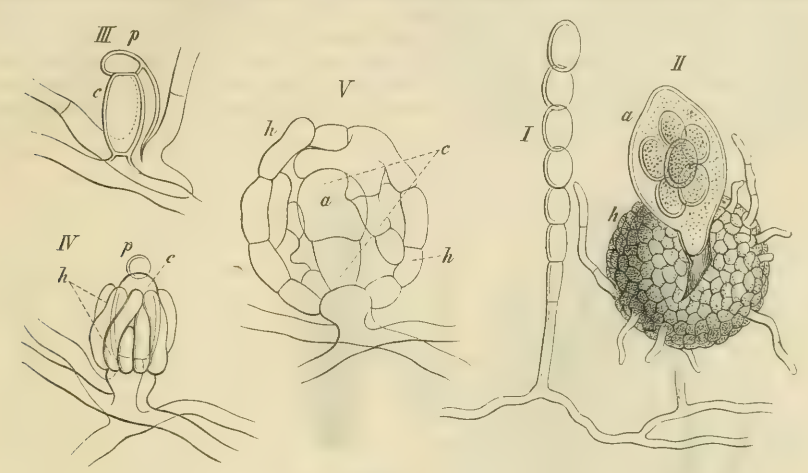


Fig. 107.

träger von Eurotium (Fig. 94, S. 220, Fig. 35, S. 74) sind aufrechte, meist einzellige Hyphenzweige mit blasig angeschwollenem Scheitel, von welchem dicht gedrängte gleichhohe, reihenweise succedan Sporen abschnürende Sterigmen radial aussprossen. Die von Penicillium (Fig. 36, S. 75) sind schmal fadenförmig, septirt, cymös verzweigt, mit parallel aufgerichteten, einander dicht genäherten, in annähernd gleicher Höhe endigenden und ebenfalls succedan-reihenweise abschnürenden Zweigenden. Die Sporenfrüchte von Penicillium glaucum sind bis jetzt nur an dunkeln oder schwach beleuchteten und sauerstoffarmen Orten gefunden worden, speciell in Brod (Brefeld); ich fand sie reichlich an angehäuften Weinträbern, sowohl spontan als nach absichtlicher Aussaat des Pilzes.

Der Entwickelungsgang von Melanospora parasitica ist seinem Gesammtrhythmus nach dem beschriebenen wiederum sehr ähnlich, mit der Einschränkung, dass die Gonidienträger — wirtelig verzweigte kurze Hyphen mit acrogen reihenweise abschnürenden Wirtelästchen — sehr spärlich auftreten, das Propagationsgeschäft grösstentheils den Ascosporen zufällt. Der eigenthümliche Parasitismus dieses Pilzes wird im VII. Capitel besprochen werden.

Fig. 107. *I, II* Podosphaera pannosa. *I* Gonidienkette auf ihrem Träger und Mycelium; *II* reife Frucht; der Ascus *a* tritt aus der durch Druck gesprengten Wand (*h*) hervor. Nach Tulasne. *III—V.* Podosphaera Castagnei. *III* Archicarp *c* mit Antheridienzweig *p* auf dem Mycelium. *IV* Aelterer Entwickelungszustand; *c* von den Hüllzweigen umwachsen. *V* Noch weiter vorgeschritten. Optischer Längsschnitt. *a* Ascus, nebst seinem Träger aus *c* hervorgegangen. *h* Wand. Verrg. 600.

Die ellipsoiden Ascosporen von Polystigma rubrum reifen im Frühling. Sie treiben auf feuchtem Substrat einen kurzen Schlauch, dessen ebenfalls zu unregelmässig ellipsoider Form anschwellendes Ende das ganze Protoplasma aufnimmt und sich dann zu einer derbwandigen Sporenzelle (Gonidium, Sporidium) abgliedert. Auf feuchtem Substrat tritt auch bei dieser leicht Keimung, Austreibung eines Keimschlauchs ein. Auf der Epidermis lebender Prunuslaubblätter dringt letzterer sofort ins Innere der nächsten Epidermiszelle und treibt in dieser Zweige, die dann rasch durch die Wand der Epidermiszelle in das Blattparenchym dringen. Sie wachsen hier auf Kosten und unter Verdrängung der Elemente des Blattgewebes, jedoch von der Epidermis dauernd bedeckt, binnen mehreren Wochen heran zu dicht verflochtenen Thalluskörpern (vgl. S. 45), welche in dem lebendig bleibenden grünen Blatte rothe, rundliche etwa 1 cm grosse Flecke bilden und in welchen im Laufe des Sommers die Spermogonien und Archicarpien auftreten. Weiter als bis zur vollen Ausbildung und eventuellen Befruchtung der letzteren gelangt der Pilz im Sommer nicht. Vielmehr fällt er im Spätjahr mit dem fallenden Laube auf den Boden und hier findet bei geeigneten Bedingungen die Weiterentwickelung der Perithecien, auf Kosten der im Thallus aufgespeicherten Reservestoffe, statt, um im kommenden Frühling die Sporenreife zu erreichen. Dass in Culturen dieser Gang durch Abänderung der Temperatur und Wasserzufuhr einigermaassen beschleunigt oder retardirt werden kann, ist selbstverständlich.

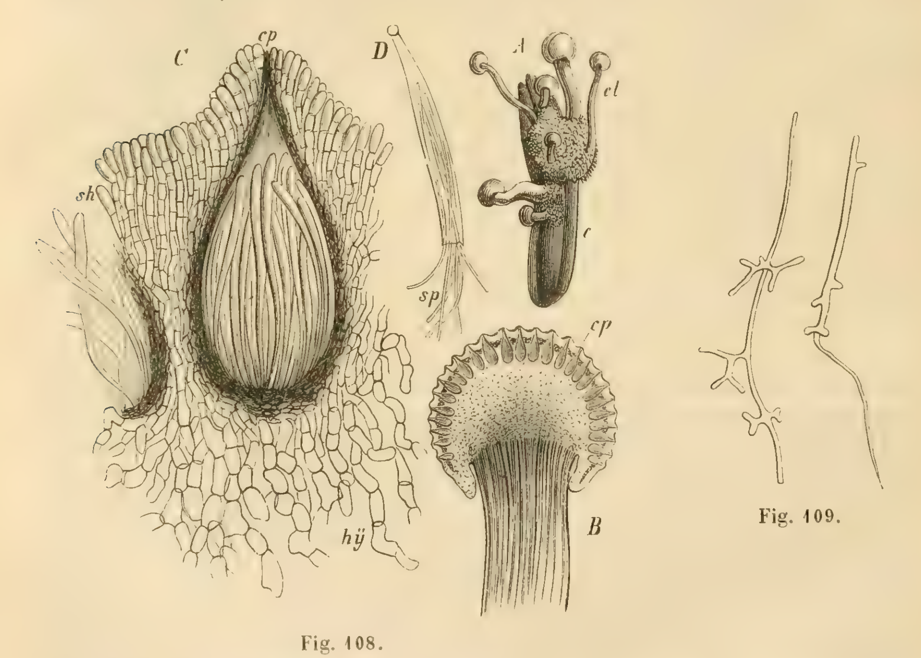


Fig. 108.

Fig. 109.

Aus den im Sommer gereiften, überwinterten Sclerotien von Claviceps pupurea und Nächstverwandten (vgl. oben § 8, S. 37) wachsen im kommenden Frühling auf

Fig. 108. Claviceps purpurea. *A* Sclerotium welches 7 Fruchtkörper (*ct*) getrieben hat, nat. Gr. *B* Oberer Theil eines Fruchtkörpers im medianen Längsschnitt, schwach vergr. *cp* Perithecien. *C* Stark vergr. Perithecium, median durchschnitten, mit seiner Umgebung; *cp* Mündung, *sh* Corticalgewebe, *hy* Innengewebe des Trägers. Nach Tulasne, aus Sachs, Lehrbuch.

Fig. 109. Claviceps purpurea Tul. Ascosporen 48 Stunden nach Aussaat auf Wasser keimend. Vergr. 375.

feuchtem Boden meist je mehrere gestielt-kugelige Fruchtkörper hervor (s. Fig. 108 *A*), deren kugeliger oberer Theil dicht mit halbeingesenkten Perithecien (*B*, *C*) bedeckt ist. Die ausgeschleuderten, cylindrisch-fadenförmigen Ascosporen (*D*) schwellen bei Einwirkung von Wasser stellenweise an und treiben Keimschläuche an mehreren Punkten (Fig. 109). Werden die Ascosporen unter den für ihre Keimung geeigneten Bedingungen in die jungen Blüthen von Gramineen (Secale bei den Culturversuchen) gebracht, so tritt nach Kühn's Untersuchungen in dem Pistill die Entwickelung der Claviceps ein (vgl. S. 38), und zwar ohne Zweifel nachdem die Keimschläuche in das Pistill eingedrungen sind, wenn letzteres auch nicht direct beobachtet wurde. Das junge, zwischen den Spelzen verborgene Pistill wird zunächst überall durch- und überwuchert von den Hyphen des Pilzes, wie oben beschrieben wurde und dieser bildet auf der ganzen gefurchten Oberfläche ein weisses Hymenium (Léveillé's Sphacelia), in welchem auf cylindrischen Sterigmen Gonidien abgeschnürt werden (Fig. 110, 111, *a*). Gleichzeitig mit der Bildung dieser wird jener zuckerhaltige Saft abgesondert, der in dicken, von unzähligen Gonidien getrübten Tropfen zwischen den Spelzen hervorquillt und das Vorhandensein des Parasiten hierdurch verräth. Der Zuckersaft wird begierig aufgesucht von Insecten, welche dann ihrerseits die Gonidien verschleppen müssen. In dem Grunde des gonidienbildenden Körpers beginnt nun die Bildung des Sclerotiums, welche oben beschrieben wurde. Mit der Fruchtreife des Grases erreicht auch das Sclerotium seine Reife und geht in den bis zum kommenden Frühling dauernden Ruhezustand über.



Fig. 110.

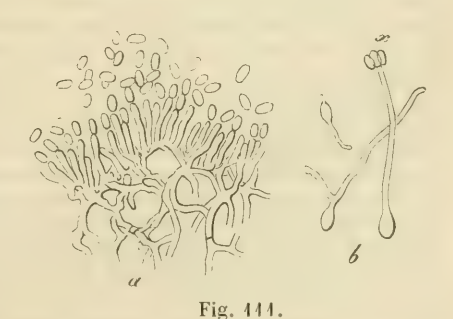


Fig. 111.

Fig. 110. Claviceps purpurea. Stück eines dünnen Längsschnitts an der Grenze zwischen dem Gonidienträger *ss*—*cc* und dem jungen Sclerotium *m*. Vgl. Fig. 17, p. 38. Stark vergr., nach Tulasne, aus Lürssen's Handbuch.

Fig. 111. Claviceps purpurea Tul. *a* Dünner Querschnitt durch das Gonidien abschnürende Lager stark vergr. nach Tulasne copirt. *b* Gonidien keimend und bei *x* ein Köpfchen secundärer Gonidien abschnürend. Nach Kühn.

Die Gonidien treiben leicht sofort nach dem Freiwerden Keimschläuche und diese bilden auf dem Objectträger zuweilen aufrechte Zweiglein, welche von neuem Gonidien abschnüren (Fig. 111, *b*). Nach Kühn's Untersuchungen entwickelt sich aus den Keimen der Gonidien, welche in junge Grasblüthen gelangen, wiederum, in der beschriebenen Weise Gonidienträger und Sclerotien.

Als Beispiel einer mit mehrerlei Gonidien versehenen Species sei zunächst Nectria ditissima, nach R. Hartig[1]) angeführt. Das Mycelium bewohnt die Rinde von Laubbäumen, deren als Krebs bezeichnete Erkrankung es verursacht. Es bildet unter der Rindenoberfläche kleine, polsterförmige, pseudoparenchymatische Thalluskörper, welche aus jener hervorbrechen und auf ihrer Aussenseite erst Gonidien, dann Perithecien bilden. Ueber letztere wurde oben das Nöthige gesagt, ihre Bildung beginnt unter der Bedeckung durch die Gonidien und deren Erzeuger; später werden diese durch die Perithecien verdrängt und abgestossen. Die Gonidien nun entstehen auf der Aussenseite der Polster acrogen auf dünnen kurzen fadenförmigen Sterigmen, welche zu einem dichten Hymenium parallel neben einander gestellt sind. Bei vollständigster Entwickelung werden sie in langen, das Polster mit dichtem farblosem Ueberzug bedeckenden Reihen succedan abgeschnürt, die einzelnen gekrümmt cylindrisch, 60 μ lang und durch Querwände in mehrere (bis 8) Glieder (Sporenzellen) getheilt. Daneben kommen viel kleinere, übrigens gleichen Ursprungs vor, deren Gliederzahl auf zwei herabgeht. Jede Gliederzelle dieser Gonidien vermag in feuchtem Raum zu einem verzweigten Faden heranzuwachsen, der auf einzelnen Aestchen wiederum kleinere Gonidien abschnürt. Kommt das im Gewebe der Baumrinde vegetirende Mycelium in feuchter Umgebung frei zu liegen so treibt es in die Luft reichliche Zweige, welche ebenfalls unzählige kleine Gonidien abschnüren. Die Grösse aller dieser kleinen Gonidien sinkt, in successiver Abstufung bis auf 1,5 μ herab; alle sind cylindrisch-stabförmig, die mittelgrossen noch durch eine Querwand in zwei Glieder getheilt welche sich oft von einander abspalten, die kleinsten ungegliedert. Alle bis zur Grösse von 2 μ herab vermögen noch Keimschläuche zu treiben oder auch in Sprosspilzform sich zu vermehren. Bei den allerkleinsten wurde Keimschlauchbildung nicht beobachtet, sie scheinen sich jedoch noch durch Theilung und Spaltung und durch Sprossung zu vermehren. Gonidien dieser kleinsten Art werden endlich auch im Innern des vom Pilze befallenen Rindengewebes durch dünne Aeste des Myceliums zahlreich abgeschnürt. Alle Keimschläuche sowohl der Gonidien als der Ascosporen vermögen in dem geeigneten Substrat, d. h. der lebenden Rinde wiederum zu neuem fruchtbaren Mycelium heranzuwachsen. Ob jene kleinsten Gonidien zur Mycelbildung zurückkehren können ist zweifelhaft. (Vgl. § 74). Zweifelhaft ist ferner die Bedeutung noch anderer, auf den fructificirenden Lagern in Rede stehenden Pilzes vorkommender acrogen abgeschnürter Sporen; sie scheinen Parasiten der Nectria anzugehören und mögen daher hier unter Verweisung auf Hartig und Tulasne unberücksichtigt bleiben.

Der formenreiche Entwickelungsgang von Cordyceps wird unten, Abth. III, beschrieben werden.

Besonders reich an Formen ist der Entwickelungskreis der unter dem Namen Pleospora herbarum zusammengefassten einen oder vielleicht zwei Species. Die Formen bewohnen todte, verwesende, zumal krautige Pflanzentheile. Die hier zu berichtenden Resultate wurden bei Objectträgerculturen in Nährlösungen erhalten. Das Mycel bildet 1. die oben erwähnten Perithecien mit vielzellig-zusammengesetzten Ascosporen, 2. auf fadenförmigen Trägern dreierlei acrogene Gonidien, nämlich *a*) den Ascosporen ähnliche, zwei- bis vielzellig-zusammengesetzte Sporen, von gerundet-kurz cylindrischer Gesammtform, mit dunkelbrauner, derber, aussen fein punktirt-rauher Membran, als Formspecies von Berkeley 1838 Macrosporium Sarcinula, daher von Gibelli und Griffini die Sarcinula-Form genannt. Sie entstehen meist einzeln auf dem Ende des Trägers. *b*) Die Alternaria-Form (den früheren Formgenera Alternaria, auch Sporidesmium, Mystrosporium, Polydesmus zugerechnet): conisch-birnförmige, ebenfalls vielzellig-zusammengesetzte Sporen, mit glatter hellbrauner Membran auf den Hyphenenden in langen oft

---

1) Unters. a. d. forstbotan. Institut München I. Vgl. auch Tulasne, Carpol. III. R. Göthe, der Krebs d. Apfelbäume, in Thiels Landw. Jahrbücher IX, (1880).

ästigen Reihen entstehend (vgl. Fig. 34 S. 71) c) giebt Bauke eine Mikrogonidienform an, welche aber nicht näher beschrieben wird; die unter dem Namen Cladosporium herbarum bekannte, von Tulasne zu Pleosp. herbarum gerechnete Form ist es nicht, dieselbe gehört nach allen neueren Untersuchungen überhaupt nicht hierher, ihr genetischer Zusammenhang ist zweifelhaft. 3. Pycniden; (vgl. unten, § 71, Fig. 118, 119) bilden sich intercalar an den Myceliumzweigen. Ganz ähnlich wie beim Beginn der Perithecienbildung schwillt ein ein- bis mehrzelliges Stück des Fadens an unter gleichzeitiger unregelmässig allseitwendiger meristematischer Theilung seiner Zellen. Indem dieser Wachsthumsprocess fortschreitet, wird ein vielschichtig kleinzelliger parenchymatischer Körper gebildet, welcher runde oder unregelmässig längliche Gestalt und eine 0,2 mm kaum überschreitende, oft viel geringere Grösse erreicht. Anfänglich überall gleichmässig dicht, erhalten die Körper gegen Ende des Wachsthums eine von mehrschichtiger Wand umgebene centrale Lücke, indem die Zellen der Mitte dem aussen fortdauernden Wachsthum in Richtung der Oberfläche zu folgen aufhören und daher auseinanderweichen. In die Lücke ragen aber von Anfang an die sie begrenzenden Zellreihen radial convergirend hinein und zwischen diesen ersten sprossen nachher andere, ihnen gleiche hervor. Die Wand ist hiernach mit convergirenden kurzgliederigen zarten Zellreihen ausgekleidet und diese beginnen sofort an allen ihren Zellen terminal und seitlich zahlreiche Pycnosporen successive abzuschnüren. Diese sind länglich-cylindrisch, sehr zart, 2,8 μ—4 μ lang und etwa halb so breit, von einer hyalinen gallert- oder gummiartigen Substanz (äussere Wandschicht?) umgeben. Sie häufen sich, in diese gelatinöse Hülle eingebettet, successive in grosser Menge im Innenraume der Pycnide an. Hat ihre Bildung begonnen, so wird die bisher farblose äussere Wandschicht der Pycnide derbhäutig und braun. Gleichzeitig erhält die Wand an meist einer, seltener an mehr als einer Stelle durch Auseinanderweichen der Zellen eine enge Oeffnung, deren Aussenmündung meist von einem Kranz kurz-papillös vorragendere Zellen umgeben wird. Mit diesem Zustande hat die Pycnide ihre Reife erreicht; Wasserzufuhr bewirkt gewaltige Quellung der die Sporen umhüllenden Gallerte, so dass jene, zu einer gelatinösen Masse vereinigt, in Unzahl aus der engen Mündung hervorgepresst werden, je nach dem Grade der Wasserzufuhr einen rankenartigen Körper oder einen runden Gallerttropfen bildend, im Wasser selbst aber sofort sich vertheilend.

Gleich den Perithecien-, Pycnidenwänden und Gonidien zeigen auch die sämmtlichen vegetativen Zellen dieser (und verwandter) Pilze die Neigung derbe, braune Membranen anzunehmen. Mit solchen versehen können sie eventuell in einen länger dauernden Ruhezustand und aus diesem bei geeigneten Bedingungen wieder in Vegetation und Sporenbildung übergehen. Solche Dauermycelien, auch von ihren Hyphen abgetrennte Einzelzellen oder Stücke, Gemmen, können am Ende der Culturen reichlich auftreten und hierdurch die Formenmannichfaltigkeit vermehren.

Was nun die genetischen Beziehungen zwischen allen diesen Formen betrifft, so ist über die Mikrogonidien nur gesagt, dass sie in Begleitung der anderen Gonidienformen vorkommen. Die Autoren stimmen ferner darin überein, dass aus der keimenden Ascospore ein Mycel erwächst, welches erst Gonidien, dann Perithecien und Pycniden zu bilden vermag, sich also, abgesehen von den Pycniden, in der successiven Erzeugung von Fortpflanzungsorganen dem der anderen obigen gonidienbildenden Beispiele analog verhält. Auch aus den Sarcinula-Gonidien sahen Gibelli und Griffini Mycel erwachsen welches zuerst wieder die gleichnamigen Gonidien und dann Perithecien bildet. Anderemale bleibt auch hier das aus den beiderlei Gonidien erwachsene Mycel bei der Gonidienbildung stehen. Die Pycnosporen aber, welche in Nährflüssigkeit stark anschwellen, auch unter Bildung von Querwänden, und dann Keimschläuche treiben, produciren aus letzteren ein Mycel an welchem in den Culturen, auch wenn dieselben durch sehr zahlreiche Generationen fortgesetzt wurden, bis jetzt immer nur wieder Pycniden entstanden sind. Dass dasselbe auf seinem natürlichen Substrat auch wiederum Perithecien zu bilden vermag ist als wahrscheinlich anzunehmen, aber nicht nachgewiesen. Während bis hierher Uebereinstimmung besteht, divergiren über andere Punkte die Ansichten der italienischen Beobachter von denen Bauke's. Nach ersteren nämlich sind unter dem Namen Pleospora herbarum zwei ähnliche aber constant verschiedene

Species vermengt; die eine P. Sarcinulae, durch den Besitz der Sarcinula-Gonidien und durch grössere Ascosporen, die andere, P. Alternariae, durch die Alternaria-Gonidien constant characterisirt. Pycniden haben die genannten Autoren nur bei der P. Sarcinulae beobachtet. — Nach Bauke erwüchse aber aus Ascosporen desselben Peritheciums Mycel, welches entweder Pycniden in Begleitung von Alternariagonidien oder Perithecien in Begleitung von Sarcinula bildet. Aus jeder der beiden Gonidienformen wird jedesmal Mycelium mit der gleichen Gonidienform reproducirt. Wer in dieser Controverse Recht hat, bleibt fernerer Beobachtung zu entscheiden vorbehalten, nach Analogie anderer Pilze ist die grössere Wahrscheinlichkeit auf Seiten der italienischen Autoren. Für unsern momentanen Zweck ist die Entscheidung gleichgültig, weil es sich wie schon angedeutet, in dem einen Falle um eine überaus formenreiche, in dem andern um zwei minder formenreiche, im übrigen ähnliche Species handelt.

§ 66. Ueber die Homologie der gleichnamig bezeichneten Glieder bei den hier in Rede stehenden Ascomyceten selbst ist nach dem Gesagten wohl kein Wort weiter nöthig. Auch die Thatsache ist nicht weiter zu erörtern, dass die fertige Sporenfrucht bei den einen immer nur die Entwickelungsproducte eines, bei den anderen, wie Physma, Pyronema, die von mehreren Archicarpien enthält. Man könnte nöthigenfalls hiernach Unterformen unterscheiden. Minder selbstverständlich erledigt sich die Frage nach der Homologie der Spermatien und Spermogonien; doch sind auch hier die Schwierigkeiten nicht gross. Zugegeben mag werden, dass die Beachtung der Function der Collemaceen-Spermatien auf die Spur hilft. Besagte Function ist, wie im folgenden § gezeigt werden soll, gleich der der Antheridien anderer, verwandter Arten. Daher stellt sich die Frage ob nicht das Spermatium mit seinem unmittelbaren Träger (Sterigma) einem Antheridienzweig homolog sei, von welchem sich, nach den besonderen Einrichtungen der Species, Theile als Spermatien abgliedern um zur (befruchtenden) Function gelangen zu können. Formen wie Collema bei denen Spermatien und Archicarpien örtlich weit getrennten Ursprungs sind, können für sich allein wohl keinen sichern Anhalt für die Beantwortung geben. Bei Physma liegt die Sache anders. Spermatien und Archicarpien entspringen hier in naher Nachbarschaft von Zweigen eines und desselben Hyphenknäuels, vergleichbar den Antheridien und Archicarpien von Pyronema. Blieben erstere um mit dem Archicarp zu copuliren auf ihren Trägern befestigt, so beträfe der Unterschied zwischen beiden Formen lediglich die specifische Gestaltung. Die thatsächlich vorhandenen Differenzen gehen allerdings weiter, indem die Träger der Spermatien zum Spermogonium zusammengestellt sind, die Spermatien aus diesem entleert werden, und die Archicarpien auf der Aussenseite desselben stehen und das Trichogyn an den Ort hin austreiben, wo es mit den Spermatien zusammentrifft. Alle diese Erscheinungen können aber unter Festhaltung der Homologie mit Pyronema, als Anpassungen an die Entstehung der beiderlei Organe im Innern eines dichten, ihre directe Begegnung hindernden Thallusgewebes aufgefasst werden. Auch die grosse Ueberzahl der Spermatien, resp. Antheridienzweige wird alsdann leicht verständlich, im Hinblick auf die ganz allgemeine Regel, dass die Menge männlicher Sexualzellen bei einer Species mit den Schwierigkeiten der Erreichung ihres physiologischen Zieles zunimmt. Die Homologie der Spermogonien und Archicarpien von Physma mit denen von Collema liegt aber

gänzlich auf der Hand, letztere sind mit jenen fast congruent zu nennen, mit Ausnahme ihrer diclinen, monöcischen, bei manchen Formen[1]) zur Diöcie neigenden Vertheilung. Letztere Erscheinung kann aber in der vorliegenden Frage kein Bedenken erwecken, da Diclinie überall aufzutreten vermag und thatsächlich für viele Species beobachtet ist, wo Sexualzellen freie (sei es active oder passive) Beweglichkeit haben.

Diese Vergleichungen und Erwägungen ergeben, dass auch für Collema die Spermatien mit ihren Trägern recht wohl als Homologa der Antheridienzweige und Antheridien einfacherer Formen betrachtet werden können; die Besonderheiten ihrer Ausbildung, und überreichen Production in eigenen Behältern als Anpassungen an die besonderen Entwickelungsverhältnisse, deren weitere Consequenz dann das Zustandekommen der Diclinie ist.

Es muss zugegeben werden, dass Vergleichungen wie die gegenwärtige immer etwas Unsicheres haben und der Phantasie leicht einen bedenklichen Spielraum gewähren, so lange sie sich nicht auf eine vollständigere Reihe von gut bekannten Zwischenformen stützen als derzeit hier zu Gebote steht. Mit dieser Schlussklausel sei die gegenwärtige vorgetragen. Den klar vorliegenden Thatsachen schliesst sie sich, soviel ich sehe, ungezwungen an. Dass die gewünschten Zwischenformen gefunden werden ist keine zu kühne Hoffnung, wenn man bedenkt, wie gering die Zahl der derzeit untersuchten Ascomyceten der Gesammtmenge gegenüber ist.

Vergleicht man den Gesammtentwickelungsgang der in Bezug auf ihn vollständig bekannten Ascomyceten mit dem anderer, in vorigen Abschnitten beschriebener Pilzgruppen, so tritt ein Parallelismus deutlich hervor zwischen dem Eremascus und den mit Archicarpien und Antheridienzweig versehenen Ascomyceten auf der einen und den Mucorinen, Peronosporeen, Saprolegnieen auf der anderen Seite. Aus den Carposporen (Ascosporen, Oosporen) wird ein Thallus, der seine Entwickelung mit Bildung von Archicarp, Antheridienzweig und von diesen wiederum gebildeter Carpospore abschliesst. Hierauf beschränkt sich der ganze Entwickelungsgang in manchen Fällen, z. B. Eremascus, Pyronema, Ascobolus spec. einerseits, Pythium vexans, Artotrogus andererseits; in den meisten Fällen ist in denselben eingeschaltet die Bildung noch anderer Sporen, der Gonidien. Die Gonidien einer Species sind theils alle von gleicher Beschaffenheit, z. B. Erysiphe, Peronospora; theils kommen bei einer Species mehrerlei vor. Der Parallelismus geht bis zu naher Gestaltähnlichkeit der gleichnamigen Organe bei bestimmten Gruppen. Eremascus könnte, nach der Beschreibung Eidam's fast zu den Mucorinen, speciell Piptocephalideen, gestellt werden; andererseits fehlt ihm nichts von den wesentlichen Entwickelungseigenschaften eines Ascomyceten. Nach der Gestaltung seiner Archicarpien gleicht er Penicillium, Gymnoascus, Eurotium u. A. vollständig. Grosse Uebereinstimmung ist weiterhin zwischen Thallus, Gonidienbildung, Archicarp und Antheridienzweig der Erysipheen, zumal Podosphaera einerseits und manchen Peronosporeen andererseits[2]). Diese Gruppen vermitteln daher einen näheren

1) Stahl, l. c. p. 30, 38.

2) Ausführlicheres vgl. Beitr. IV, p. 109 ff.

Anschluss der in Rede stehenden Ascomyceten an die Peronosporeen, eine bis zur Berührung gehende Convergenz beider Gruppen, welche als phylogenetische Verwandtschaft aufgefasst werden kann. Am nächsten ist dieser Anschluss an Peronosporeen bei Podosphaera; weil hier caetaris paribus nicht nur Archicarp und Antheridienzweig den gleichnamigen Theilen von Peronosporeen, z. B. Phytophthora omnivora sehr ähnlich sind, sondern auch die endgültige Entwickelung des Archicarps nur ein kurzes Stück weiter geht: aus zweimaliger Zelltheilung geht der achtsporige Ascus mit seinem Stiel hervor, während dort das Archicarp zum Oogon mit Oospore wird. An Podosphaera unmittelbar schliesst sich Erysiphe, deren Archicarp durch mehrfache Zelltheilung und Verzweigung einer Mehrzahl von Ascis den Ursprung gibt; an die letztere dann die übrigen hier in Frage stehenden Ascomyceten, wie aus obigen Detaildarstellungen erhellt. Diese Vergleichungen ergeben, dass Archicarpien Antheridienzweige und die übrigen gleichnamigen Theile aller hier verglichenen Pilze homolog sind.

Die Homologien gehen bis zum Archicarp. Mit dessen Weiterentwickelung hören sie auf, wenn man nicht etwa auch noch die bei der Keimung direct Schwärmsporen bildende Oospore von Cystopus (S. 146) einem Ascus vergleichen mag; der Ascus von Podosphaera und Eremascus ist eine bei den Peronosporeen nicht vorhandene Erscheinung, und für die Sporenfrucht von Erysiphe und der ferneren Reihe gilt dies in noch weit höherem Maasse. Von Podosphaera und Eremascus als den Berührungsgliedern aus divergirt die Reihe der Ascomyceten von den Mucorinen und Peronosporeen. Es ist hier hervorzuheben, dass bei der Vergleichung der Sporenfrüchte um welche es sich hier handelt, die Theile, welche oben als Ascusapparat bezeichnet wurden allein zu berücksichtigen und berücksichtigt worden sind. Der Hüllapparat, so wesentlich er in anderen Beziehungen sein mag, kommt dabei hier nicht in Frage. Denn die Dinge verhalten sich genau ebenso wenn der Hüllapparat fehlte, was ja bei Eremascus wirklich der Fall ist, und würden sich ebenso verhalten, wenn es Peronosporeen mit behüllten Oogonien gäbe; — letzteres ist allerdings nicht beobachtet, aber wohl möglich und bei den Mucorinen (vgl. § 42) sind die Oo- resp. Zygosporen mit Hüllapparat in reichlicher Mannigfaltigkeit wirklich bekannt.

Erst mit dem Nachweise der Homologie zwischen den Archicarpien von beiderlei Gruppen ist auch die Homologie aller jener Sporen festgestellt, welche in Vorstehendem Gonidien genannt wurden. Für die Ascomyceten war dieser Ausdruck in der ganzen vorstehenden Darstellung anticipirt, insofern er genau den gleichen Sinn haben sollte wie bei den Peronosporeen und ihren nächsten Verwandten.

Antheridienzweig und Archicarp functioniren bei den Peronosporeen als Sexualorgane. Homologe Glieder brauchen aber nicht überall auch als genau gleichnamige Organe zu fungiren, wie schon als nächstliegendes Beispiel die Saprolegnieen mit zweifelhafter und mit unzweifelhaft mangelnder Sexualität zeigen. Es ist daher nach Feststellung der Homologie noch eine offene Frage, ob die in Rede stehenden Glieder der Ascomyceten Sexualorgane

sind oder nicht. Um über diese vielfach discutirte Frage [1]) klar zu werden, ist zunächst daran zu erinnern, dass wir bei der mangelhaften Kenntniss von dem Wesen der Sexualität und der sexuellen Befruchtungsprocesse kein einfaches Merkmal oder Reagens haben, um die sexuelle Qualität eines Organs zu erkennen. Nach den vorliegenden Erfahrungsthatsachen findet bei einem Befruchtungsprocess materielle Vereinigung einer eigenartigen männlichen (befruchtenden) Zelle oder wenigstens eines Theils von deren Protoplasma- und Kernsubstanz mit einem anderen zu befruchtenden weiblichen, statt oder wie bei Florideen [2]) mit einem mehrzelligen weiblichen Apparat. Folge der Vereinigung ist die Befähigung des weiblichen Theiles zur Weiterentwickelung; ohne die Vereinigung unterbleibt letztere, die Vereinigung mit dem männlichen Theile ist nothwendig, damit jene Befähigung eintrete. In einem fraglichen Falle wird daher die Entscheidung abhängen erstens von der Beobachtung der Protoplasma- resp. Kernvereinigung und zweitens von dem experimentellen Nachweis der Nothwendigkeit letzterer für die Entwickelungsbefähigung des präsumptiven weiblichen Theiles. Analogien sicher bekannter Fälle können allerdings auch zu Hülfe genommen werden, haben aber nur untergeordneten Werth, weil sichere Erfahrung gelehrt hat, dass die Sexualität zwar sehr allgemein, aber doch, selbst bei höheren Pflanzen, manchmal von Species zu Species wechselnd auftritt oder fehlt, Homologien und analoge Functionen sich auch hier nicht überall decken müssen.

Auf Grund der angeführten Kriterien sind die Sexualorgane von Pythium z. B. als solche anzusprechen, denn die Protoplasma-Vereinigung ist evident, und ihre Nothwendigkeit zwar nicht durch absichtliches Trennen und Zusammenthun beider Theile streng experimentell demonstrirbar, aber dadurch wenigstens nahezu erwiesen, dass die Vereinigung niemals ausbleibt. Für die homologen Organe der Saprolegnieen wird dagegen durch Anwendung derselben Kriterien die Sexualität mindestens sehr zweifelhaft.

Aehnliche Resultate erhält man auf demselben Wege der Beurtheilung für die in Frage stehenden Ascomyceten. Bei Pyronema Protoplasmavereinigung und zwar ausnahmslos; so dass, bei der Unmöglichkeit des strengen Experiments, wie bei Pythium die Nothwendigkeit mit fast voller Sicherheit aus der Constanz der Erscheinung hervorgeht. Hier, bei Pyronema, sind die Erscheinungen in sofern andere als bei Pythium, als das Archicarp mittelst eines besonderen Organes, des Trichogyns, dem männlichen entgegenwächst und mit diesem in Protoplasmavereinigung tritt; und zwar letzteres, nachdem vorher das Trichogyn als besondere Zelle durch eine Querwand dauernd abgegrenzt worden ist. Man würde diese Erscheinungen kaum verstehen können, wenn nicht ganz analoge für die Mehrzahl der Florideen bekannt wären. Aus diesen aber geht klar hervor, dass das Trichogyn ein die Befruchtung zunächst empfangendes Conceptionsorgan ist, von dem aus dann die Wirkungen der Befruchtung — in hier nicht näher zu discutirender Weise — auf andere Theile des weiblichen Apparates, das Ascogon in unserem Falle, übertragen werden.

---

1) Vgl. Beitr. IV, p. 74, 111. Allgemeine Erörterungen über die Sexualität würden hier zu weit führen; der Anfänger möge sie bei Sachs, Lehrb. nachsehen.

2) Vgl. d. p. 230 citirten Arbeiten, u. Fr. Schmitz in Monatsber. d. Berliner Acad. 1883.

Ganz ähnliche Erscheinungen wie bei Pyronema, allerdings der Form nach verschieden und mehr complicirt, ergeben die oben resumirten Beobachtungen Stahl's für die Collemaceen. Die wesentlichste Complication besteht darin, dass hier die männlichen Elemente in Form der durch Abschnürung frei gewordenen Spermatien, nicht in jener der neben dem Archicarp erwachsenen Antheridienzellen auftreten. Die Vereinigung mit dem Trichogyn, die von dem Vereinigungsorte ausgehenden Veränderungen des schliesslich die Asci bildenden weiblichen Apparates sind evident. Die Nothwendigkeit der Vereinigung für die Weiterentwickelung dieses Apparates ist zwar auch hier, technischer Schwierigkeiten halber, nicht streng experimentell, wohl aber so gut wie sicher erwiesen durch die Beobachtung, dass nicht nur die Vereinigung der Spermatien mit dem Trichogyn jenen characteristischen Veränderungen und Entwickelungen vorhergeht, sondern auch dass letztere ausbleiben, wenn die Spermatien aus irgend einem Grunde ausgeblieben sind.

Ganz ähnliche Argumente und Resultate wie für Pyronema ergeben sich für Eurotium, wenn auch die bei diesem beobachteten Thatsachen bei weitem weniger scharf in die Augen springen wie die für Pyronema bekannten; und Eidam's Beobachtungen an Eremascus endlich zeigen bei Organen, die den in Frage stehenden von Eurotium, Penicillium u. a. höchst ähnlich sind, die Protoplasmavereinigung so evident wie möglich. Wir können daher für jene Fälle aussagen, dass nach den derzeitigen Kriterien die Antheridienzweige, resp. die als abgegliederte Theile solcher zu betrachtenden Spermatien der Function nach männliche, die Archicarpien weibliche Sexualorgane sind, die betreffenden Pilze geschlechtliche Fortpflanzung besitzen.

Für die übrigen, mit homologen Gliedern ausgestatteten Formen ist diese Aussage nicht zulässig. Man kann ja für Polystigma auf Grund der vorliegenden Facten das gleiche Verhalten von Trichogyn und Spermatien wie bei Collema vermuthen, aber es fehlt der Nachweis der nothwendigen materiellen Vereinigung. Bei Gymnoascus, den Erysipheen, besonders Podosphaera treten beiderlei Organe mit der gleichen Beständigkeit, man kann sagen, morphologischen Nothwendigkeit auf wie bei Pyronema. Die Möglichkeit einer materiellen Vereinigung protoplasmatischer Theile ist nach den bekannten Thatsachen auch nicht ausgeschlossen. Denn das Antheridium bleibt zwar von dem Archicarp immer durch eine für unsere Beobachtung unperforirte Membran getrennt, aber es liegt fest an, und ein Uebertritt gelöster oder sehr fein vertheilter Substanz könnte durch die Membran hindurch stattfinden, wie dieses bei der Befruchtung der Angiospermen angenommen werden muss. Immerhin ist davon nichts nachgewiesen; die constante Anlegung des Antheridienzweiges beweist auch nichts, dieselbe gilt ja auch für die Anlage der Hülle. Man bleibt eben hier bei Wahrscheinlichkeiten und Möglichkeiten stehen. Unter das Niveau der Wahrscheinlichkeit endlich gelangt man für Formen wie Melanospora parasitica und Ascobolus (der übrigens in dieser Beziehung eine Revision verdient) mit exquisit entwickeltem Carpogon aber nicht constant und sicher beobachteter Antheridiumsanlegung. Das Gesammtresultat lautet hiernach, dass von den in Rede stehenden Formen die einen nachweisbar functionirende Geschlechts-

organe haben, andere diesen genau homologe Organe, bei welchen aber die sexuelle Function theils zweifelhaft ist, theils wirklich fehlt.

An zweiter Stelle ist jetzt nach den Homologien derjenigen Ascomyceten zu fragen, bei deren Fruchtanlage ein distinctes Archicarp überhaupt nicht beobachtet ist. Die extremen Fälle wie Pleospora, Claviceps seien zunächst berücksichtigt. Die Frage ist hier diese: sind die Theile dieser Formen als den gleichnamigen der anderen, mit Archicarpien versehenen Reihe wirklich homolog, oder nur der Form und Function nach sehr ähnlich zu erachten; oder, mit Rücksicht auf die Phylogenese ausgedrückt, können die jetzt in Rede stehenden Ascomyceten einer von demselben Stamme abzuleitenden Formenreihe angehören, oder mindestens zweien verschiedenen Stammes und nur analoger definitiver Ausbildung. Zur Entscheidung über diese Alternative können zwar nur Wahrscheinlichkeitsgründe vorgebracht werden; diese sprechen aber gegen die zweite Eventualität und für die Einheit der Ascomyceten. Erstens ist die hervorgehobene Differenz zwischen beiderlei Reihen die einzige; in allen übrigen wesentlichen Dingen stimmen sie in so hohem Grade überein, wie man es sonst nur bei verwandten und nicht nur analog entwickelten Formen findet. Zweitens ist für die des Archicarps entbehrenden Ascomyceten schlechterdings keine sonstige nächste Verwandtschaftsbeziehung zu finden, als die mit den anderen; und eine solche Beziehung, einen Anschluss an andere Formen müssen sie doch haben. Und drittens sind die Extreme augenscheinlich durch Uebergänge verbunden. Schon bei Melanospora parasitica mit ihrem exquisiten Carpogon, aber undeutlichem oder fehlendem Antheridium dürften solche beginnen; andere, ähnliche Erscheinungen scheinen nach gelegentlichen Wahrnehmungen[1]) in der Reihe der Sordarien vorzukommen, welche darum der Beobachtung empfohlen seien. Auch Sclerotinia gehört hierher. Andererseits stellen wohl die Formen mit vergänglicher Woroninscher Hyphe, wie Xylaria, solche Uebergänge dar, welche an Polystigma anschliessen. In den ersteren, an Melanospora anschliessenden Fällen liegen Formen vor, bei welchen an dem einen Ende der Reihe distincte Archicarpien vorhanden sind und als sicher geschlechtslose (parthenogenetische) Ascogone neben distinct angelegten Hüllelementen fungiren; gegen das andere Ende der Reihe hin nimmt die Differenz zwischen Ascogon und Hüllanlage bis zum Verschwinden ab, erst in vorgerückteren Entwickelungsstadien der Frucht wird dann die Ascus- und Hüllenbildung von einzelnen, anderen bisher anscheinend gleichartigen Formelementen übernommen (Pleospora, Claviceps). Also Ausbleiben der Sexualität und in den extremen Fällen völliges Schwinden der mit Sexualorganen homologen Fruchtanlagen.

In der anderen Reihe von Fällen wird die Woronin'sche Hyphe der Xylarien verständlich, wenn man sie mit dem Archicarp von Polystigma oder Collema vergleicht. Sie nimmt die gleiche morphologische Stelle ein wie dieses, nimmt aber an der Fruchtbildung keinen sichtbaren activen Antheil, sondern geht anscheinend functionslos zu Grunde, während die Bildung der Asci von benachbarten Hüllhyphen übernommen wird. Hier ist also ein Archicarp oder

1) Vgl. auch Zopf, Sitzgsber. d. Brandenburg. Bot. Vereins, 1877.

Ascogon der Form nach vorhanden; es bleibt aber in dem durch diesen Namen ausgedrückten Sinne functionslos, die Ascusbildung fällt anderen, ihm nicht streng homologen Organen zu.

Alle diese Daten führen zu dem Resultat, dass es sich hier in den Extremen handelt um Erscheinungen, welche oben als Ueberspringung und Wiederherstellung der Homologie (S. 133) bezeichnet wurden. Eine solche Auffassung wäre vielleicht gewagt, wenn für das Vorkommen dieser Erscheinung nicht die oben erwähnten ganz klaren Fälle von Farnen und Angiospermen vorlägen. Da man aber durch diese die Erscheinung kennt, so führen die vorgetragenen Argumente ungezwungen zu der vorgetragenen Auffassung hin. Die Formen mit abortirender Woronin'scher Hyphe und neben dieser stattfindender Ascusbildung sind jenen der apogamen Farne mit functionslosen Archegonien und der Angiospermen mit abortirendem, durch Adventivembryonen ersetzten Eiapparat parallel; die anderen schliessen sich mehr jenem der einfach parthenogenetischen Apogamie an, wie sie bei Chara crinita und Saprolegnieen vorliegt, jedoch mit der Besonderheit des in den Extremen völligen Schwindens der παρθενος selber.

In obigen Auseinandersetzungen wurden die mit deutlichen Archicarpien versehenen einfachen Formen, wie Eremascus, Erysiphe, Eurotium immer als einheitliche Gruppe nächster Verwandter behandelt und an sie der übrige Anschluss versucht. Mehr ist zur Zeit nicht thunlich. Es soll keineswegs gesagt sein, dass jene Ausgangsformen alle an dieselben Nichtascomyceten anschliessen, und dass nicht von den einzelnen derselben innerhalb der Gesammtheit der Ascomyceten untergeordnete parallele oder divergente Reihen ausgehen. Eremascus schliesst sich, wie gezeigt wurde, an die Mucorinen an; an ihn vielleicht besondere Gruppen der übrigen Ascomyceten. Podosphaera steht den Peronosporeen auf der einen Seite näher, auf der anderen wohl dem Hauptcontingent der Pyrenomyceten u. s. w. Für die Aufsuchung solcher Details liegt aber das nöthige Beobachtungsmaterial noch nicht vor, und die dargestellten Hauptresultate werden durch sie zunächst nicht geändert. Von jeher musste auch die Aehnlichkeit der Sporenfruchtentwickelung, welche uns hier beschäftigte, mit jener der Florideen auffallen und hervorgehoben werden. Ob dieselbe eine wirkliche nähere Verwandtschaft anzeigt, muss aber derzeit auch dahingestellt bleiben; andere als die oben hervorgehobenen Anschlussbeziehungen scheinen mir nicht nachweisbar. Für die Beantwortung der Hauptfragen nach den Homologien würde aber auch eine Annäherung der oder bestimmter Ascomyceten an die Florideen an dem oben vorgetragenen nichts wesentliches ändern.

Archicarpien und Antheridienzweige hatte ich in meinen ersten Untersuchungen (Beitr. III) über die Fruchtentwickelung von Erysiphe, Eurotium, Pyronema etc. allgemein Sexualorgane genannt; ich hatte auch, auf Grund der grossen Uebereinstimmung der fertigen Früchte, die Vermuthung ausgesprochen, dass bei allen Ascomyceten homologe und analoge Organe, welche jene Früchte producirten, vorhanden seien. Andere sind mir, um so mehr, als sie bestätigende Einzelfälle kennen lehrten, in dieser Auffassung gefolgt. Oben mitgetheilte Untersuchungen haben in der Folge gezeigt, dass meine Generalisirung unrichtig war, und dass der begangene Fehler nicht nur in der Nichtberücksichtigung noch unbekannter Thatsachen seinen Grund hatte, sondern besonders in der nicht hinreichend scharfen Unterscheidung zwischen morphologischer und phylogenetischer Homologie und physiologischer Analogie. In meiner letzten Specialarbeit (Beitr. IV) und vorstehender Darstellung glaube ich dieser Unterscheidung gebührend Rechnung getragen zu haben.

Meiner Auffassung ist besonders van Tieghem entgegengetreten, indem er, ausgehend von Formen ohne distincte Archicarpien, die »Sexualität« den Ascomyceten überhaupt abspricht. Seine Meinung resumirt sich kurz dahin, dass die Differenzirung der ascogenen

Hyphen und ihrer Hüllorgane je nach Species in verschiedenem Entwickelungsalter der Fruchtanlage eintritt, und dass dies bei den Species mit vermeintlichen Sexualorganen schon in dem frühesten Stadium geschieht. Das vermeintliche weibliche Sexualorgan ist nichts als eine sehr früh differenzirte ascogene Hyphe, die vermeintlichen männlichen gehören einfach zu den Hüllenbildungen. Die Thatsachen auf welche van Tieghem seinen Widerspruch ursprünglich gründete waren allerdings nicht glücklich gewählt. Allein wenn er sich z. B. auf Pleospora, oder auch nur auf den ihm unbekannt gebliebenen wirklichen Sachverhalt bei den Sclerotinien stützen will, so hat er, gegenüber dem Wortlaut meiner ursprünglichen generalisirenden Vermuthung vollkommen Recht; und wenn er selbst für Fälle wie Eurotium, Podosphaera Einwände gegen den Nachweis wirklicher sexueller Function der fraglichen Organe erheben will, so findet er solche schon in meiner Arbeit von 1870 zugestanden. Van Tieghem fragt nun aber seinerseits nach den Homologien überhaupt nicht und generalisirt seine Negation über die durch die Thatsachen erlaubten Grenzen hinaus. Schon die Beachtung der für Podosphaera unzweifelhaften Thatsache des constanten Vorhandenseins unseres Antheridienzweiges, d. h. eines von später auftretenden Hüllbildungen bestimmt verschiedenen, den eigentlichen Fruchtanfang begleitenden Organs hätte ihn auf die richtigen Fragestellungen führen können, welche oben discutirt und zu beantworten versucht worden sind; und nach den derzeit von Pyronema, Eremascus u. A. bekannten Erscheinungen dürfte er selbst innerhalb seiner Fragestellung gegenwärtig zu anderer Antwort kommen. Was seine positiven Ansichten über die Function der fraglichen Organe betrifft, wonach z. B. Antheridienzweige dem Ascogon als Stütze, das Trichogyn bei Collema als Respirationsorgan dienen soll, so ist darauf nicht näher einzugehen, bevor einigermaassen wahrscheinlich gemacht wird, dass die Ascogone ohne jene Stütze umzufallen in Gefahr sind und das betr. Organ bei Collema mittelst eines eigenen Apparates nach Luft schnappen muss und nicht ohne solchen ebensogut zu respiriren vermag wie die innern Thalluselemente neben welchen es steht. Keinesfalls dürften solche Einfälle den Namen des hypothèses gratuites minder verdienen, wie die Ansichten welche im Vorstehenden dargelegt sind.

Ein anderer Gegner meiner Auffassung ist Brefeld. Er schwankt zwischen den Anschauungen van Tieghem's [1]) einerseits, und anderen, welche, ihres nicht streng zur Frage gehörigen Beiwerks entkleidet, mit den hier vorgetragenen übereinstimmen [2]). Abgesehen von einigen in vorstehenden §§ enthaltenen thatsächlichen Berichtigungen habe ich daher hier nichts zu erwidern. Auf das nicht hierher gehörige werde ich später zurückkommen.

Beurtheilung unvollständig bekannter Ascomycetenformen.

§ 67. Die allerdings erst an relativ wenigen Species festgestellten Thatsachen, welche im Vorstehenden dargelegt worden sind, gestatten eine ziemlich sichere Beurtheilung fast aller für die zahllosen Formen der Ascomyceten, speciell Pyreno- und Discomyceten, beschriebenen mannichfachen Erscheinungen; sie bilden einen Rahmen, in welchen sich letztere einfügen lassen. Es ist dabei wohl zu beachten, dass sehr viele dieser Erscheinungen lange bekannt, benannt, provisorisch nach bestem Wissen untergebracht waren, bevor die sichere Grundlage zu ihrer Beurtheilung gegeben war, dass man zu letzterer erst von den Einzelerscheinungen aus allmählich gelangt ist. Insbesondere sei daran erinnert (vgl. § 32), dass anfänglich jede distincte Form für den Repräsentanten einer distincten Species gehalten wurde: bei Sclerotinia

1) Botan. Zeitung 1876, p. 56, Abs. 23, und Schimmelpilze IV, p. 142.
2) Botan. Zeitung 1877, p. 371. Schimmelpilze IV.

Fuckeliana z. B. wurden die Gonidienträger als Species Botrytis cinerea, die Sclerotien als Species Sclerotium echinatum genannt, die Früchte allein hätten als Species der Gattung Peziza zugehört; oder, bei Erysiphe wurden die Gonidienträger als Species der Gattung Oidium, nur die Perithecien der Gattung Erysiphe zugetheilt u. s. w. Erst die Untersuchungen Tulasne's führten zur allmählichen Kenntniss der von ihm mit dem Namen Pleomorphismus bezeichneten wahren Verhältnisse und zu der von ihm vorzugsweise herrührenden Unterscheidung und Benennung der möglichen Entwickelungsglieder einer Species. Sie gingen aus von der breiten Basis der vergleichenden Beobachtung zahlreicher Formen, ihrer Cohabitation, ihres anatomischen Zusammenhanges und ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge in dieser. Sie trafen auf diesem Gange im Grossen und Ganzen das Richtige und gegenüber dieser Leistung ist es ein geringer Vorwurf, wenn sie im Einzelnen auch Irrthümliches producirten, zumal von den aus einer Anzahl Beobachtungen abstrahirten Schemata hie und da zu weit gehende Anwendung machten. In der Hand minder umsichtiger Epigonen führte letzteres Verfahren freilich zu bedenklicheren Missgriffen. Die Aufgabe der kritischen Sichtung konnte dann erst gelöst werden durch mehr in die Tiefe dringende, besonders auf vollständig durchgeführte Culturversuche gestützte Untersuchung. Diese hat ergeben, dass bei der grossen Menge der hier in Betracht kommenden Species, bei den oft sehr bedeutenden Differenzen ihres Entwickelungsganges zwischen den homologen und analogen Endpunkten, bei dem häufigen geselligen oder gegenseitig symbiotischen Verhältniss mehrerer Arten, die Complicationen hier weit reicher sein können, als es auf den ersten Blick hervortritt und als durch ein Schema ausgedrückt werden kann. Auch mancherlei Controversen sind aus allen diesen, von dem endgültigen Abschluss noch weit entfernten Arbeiten und Bestrebungen entsprungen, wie schon das oben beschriebene Beispiel von Pleospora zeigt. Sehr viel hierher gehöriges hat lediglich für den speciellen Fall Interesse und muss in die descriptive Litteratur verwiesen werden. Hier folgt nur die Hervorhebung der Haupt-Gesichtspunkte. Erinnern wir uns zuvor kurz, dass bei den oben durchgesprochenen Species folgende Haupt-Erscheinungen und Glieder der Entwickelung beobachtet wurden.

I. Aus der Ascospore erwächst ein Thallus, welcher nur wiederum ascusbildende Früchte, resp. diese producirende Archicarpien, Antheridienzweige, eventuell Spermogonien mit Spermatien erzeugt. Z. B. Pyronema, Ascobolus spec., Collema. Man kann dies den einfachen Entwickelungsgang der Ascomyceten nennen.

II. Di- bis pleomorpher Entwickelungsgang: Dem einfachen gleich in den durch die Ascosporen dargestellten Endpunkten. Zwischen diesen aber eingeschaltet Gonidienbildungen. Diese auftretend theils als transitorische Zwischengeneration (Polystigma), theils als Vorläufer der Ascusfrucht auf demselben Thallus, unter geeigneten Bedingungen durch unbegrenzt zahlreiche Generationen gleichförmiger Reproduction fähig. Exquisite Beispiele Erysiphe, Eurotium, Penicillium, Sclerotinia Fuckeliana. Die Gonidien meist acrogen, selten auch intercalar abgegliedert und zwar:

a) auf solitären Fruchthyphen resp. sprossenden Zellen,

b) auf der freien Oberfläche zusammengesetzter Fruchtkörper, z. B. Claviceps.

c) In eigenartigen Behältern: Pycniden (Pycnogonidien, Pycnosporen, »Stylosporen«).

Eine Species kann nur eine dieser Gonidienformen produciren, z. B. Erysiphe; oder unter geeigneten Bedingungen mehr als eine, z. B. Pleospora, Nectria.

In allen nicht genau durchgearbeiteten, daher in mehr oder minder hohem Grade zweifelhaften Fällen nun wird hiernach ein vorkommendes Organ oder Glied zu beurtheilen und zu benennen sein nach der Uebereinstimmung seiner beobachteten Eigenschaften mit jenen genau bekannter Formen. Nach dem Grade dieser Uebereinstimmung kann die Benennung verschieden sicher ausfallen, von der obersten Grenze der Wahrscheinlichkeit an bis zu gänzlich ungelösten Zweifeln. Für die einzelnen Theile und Organe ergibt sich hiernach folgendes.

§ 68. 1. In Bezug auf Archicarpien und Antheridienzweige ist dem oben gesagten hier nichts hinzuzufügen.

2. Die Sporenfrüchte, Apothecien und Perithecien sammt den Ascis stimmen in den wesentlichen bekannten und oben hervorgehobenen Punkten des Baues, der Entwickelung, des Auftretens in dem gesammten Entwickelungsgang so vollständig überein, dass sie, wie gleichfalls schon hervorgehoben wurde, in dem bezeichneten Sinne und mit den bezeichneten Modificationen als allgemein homolog betrachtet werden können resp. müssen. Sie sind, soweit die Erfahrung reicht, bei den weitaus meisten Arten, die in ihrem Bau, zumal auch in jenem der Asci und Ascosporen specifisch constantesten Glieder. Ausnahmen von dieser Regel, mit je nach Ascis auffallend ungleicher Zahl oder Grösse der Sporen sind relativ selten und wurden zum Theil schon oben (S. 84) erwähnt. Aehnliches wird angegeben für Pleospora u. a. m. Calosphaeria biformis Tul. und Cryptospora suffusa Tul. sollen zweierlei Perithecien haben, von denen die einen Asci mit sehr zahlreichen kleinen Sporen enthalten, die anderen Asci mit vier bis sechs und acht weit stattlicheren Sporen (Tulasne, Carpol. II). In wie weit es sich hier wirklich immer um Differenzen innerhalb derselben Species handelt, und nicht auch um Vermengung zweier ähnlicher oder geselliger Arten, ist um so mehr zu untersuchen, als sich bezüglich Pleospora die oben (S. 250) besprochene Controverse erhoben hat.

§ 69. 3. Spermatien, Spermogonien. Den bei Collema, Physma etc. (S. 229) mit diesen Namen bezeichneten in jeder Beziehung äusserst ähnliche Organe, kommen fast allen übrigen Lichenen bildenden Ascomyceten gleichfalls zu; als Ausnahme ist unter den genauer darauf untersuchten die Gattung Solorina zu nennen. Das nämliche gilt für zahlreiche nicht lichenenbildende Formen, sowohl Discomyceten als besonders Pyrenomyceten. Nach diesen Aehnlichkeiten sind die in Rede stehenden Organe den für die Collemen und für Polystigma beschriebenen gleich zu benennen und denselben mindestens als homolog zu betrachten.

Die Uebereinstimmung aller dieser Organe unter einander besteht erstens

in der Bildung der Spermatien. Diese sind kleine, ovale oder meistens schmal-stabförmige, häufig auch [z. B. Rhytisma, Diatrype (Fig. 114), Polystigma] gekrümmte Körperchen. Ihre absolute Grösse ist nach Species sehr verschieden; bei schmaler Stäbchenform sind sie z. B. nach Tulasne's Angaben, bei Diatrype-Formen 6—7 μ, bei Polystigma rubrum bis 30 μ lang; andere, z. B. Gyrophora spec. (Fig. 100, S. 229) noch kleiner als erstgenannte; bei Peltigera erreichen sie die Länge von 12—22 μ, bei ovaler Gesammtform. Ihr Bau ist, soweit unterscheidbar, der von sehr kleinen, zarten Sporen mit homogenem Protoplasma, ihre Entstehung der von acrogenen Sporen gleich: sie werden

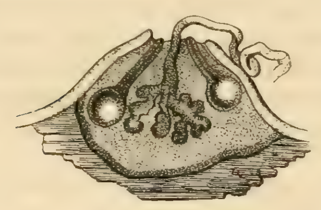


Fig. 112.



Fig. 113.

einzeln oder reihenweise abgeschnürt von kurzen und schmalen Fadenenden, Sterigmen, Basidien; und zwar sind diese je nach Species und Genera entweder gestreckt cylindrisch, nicht oder nicht deutlich gegliedert, und schnüren nur auf ihrem Scheitel ab (Sterigmata im engeren Sinne nach Nylander); oder sie stellen vielgliedrige Reihen von Zellen dar, die wenig länger als breit sind, und deren jede seitlich, dicht neben ihrem oberen Ende Spermatien abschnürt (Fig. 100 *B*, Arthrosterigmata Nyl.). Letztere Form ist besonders, wenn auch nicht ausschliesslich, bei bestimmten Genera von Lichenenpilzen beobachtet.

Diese Spermatien werden immer in grosser Menge bei einander gebildet. Sie sind dann, wie oben bei Collema beschrieben wurde, einer beim Austrocknen hart und spröde werdenden, bei Ueberschuss von Wasser bis zur Unkenntlichkeit zerfliessenden Gallerte eingebettet. Bringt man sie mit dieser in eine relativ grosse Menge Wasser, so zeigen sie eine leicht wackelnde, oscillirende Bewegung, welche den durch Kochen, oder durch absoluten Alkohol getödteten Spermatien ebensowohl wie den frischen lebenden eigen, daher für eine rein physikalische Erscheinung zu halten ist, hervorgebracht durch die Bewegung, welche bei der Quellung und theilweisen Lösung der Gallerte im Wasser entsteht und so kleinen und leichten Körperchen mitgetheilt werden muss.

Nach allen diesen Eigenschaften sind die Spermatien von kleinen Sporen nicht sicher unterscheidbar. Der Unterschied von diesen besteht aber darin,

Fig. 112. Valsa nivea Tul. Senkrechter Durchschnitt durch ein Stroma, mitten ein Spermogonium, Spermatien entleerend, beiderseits ein Perithecium. Schwach vergr., nach Tulasne copirt.

Fig. 113. Tympanis conspersa Fr. *h* kurz gestieltes Apothecium, an seiner Basis zwei Spermogonien, median längsdurchschnitten. Aus dem Spermogonium rechts treten Spermatien aus. Schwach vergr., nach Tulasne.

dass alle, gleich jenen von Collema oder Polystigma, nach den bisherigen Beobachtungen unfähig sind zu keimen.

Zweitens stimmen die in Rede stehenden Organe darin miteinander überein, dass die Träger der Spermatien zu dichten Hymenien vereinigt sind in den Spermogonien. Die meisten dieser stellen, wie bei Collema, Polystigma, dem Thalluskörper eingesenkte, Perithecien ähnliche hohle Behälter dar, mit glatter, krugförmiger, oder sehr oft reichlich und aufs unregelmässigste gyrösfaltig aus- und eingebuchteter, bei enger Faltung daher auf Durchschnitten scheinbar vielfächeriger Höhlung. Diese ist allenthalben mit dem spermatienbildenden Hymenium bekleidet, die fertigen Spermatien, von Gallerte umhüllt, erfüllen die Mitte und treten, wenn die Gallerte durch Wasser aufquillt, in Tropfen oder lange Ranken zusammengeballt, aus der engen Mündung des Behälters hervor (Fig. 112, 113).

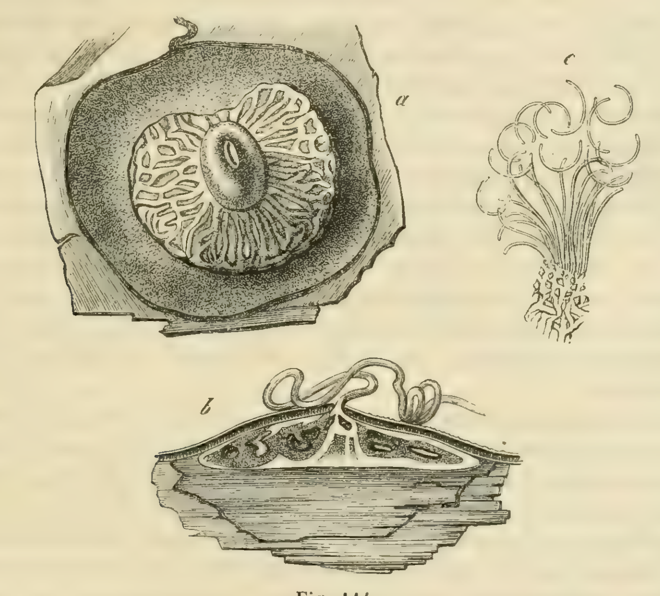


Fig. 114.

Manche baumrindenbewohnende Pyrenomyceten bilden Lager, welche mit den beschriebenen, Spermatien erzeugenden Hymenien in jeder Hinsicht übereinstimmen, bis auf den einen Unterschied, dass sie nicht in dem Pilze ganz angehörige Behälter eingeschlossen sind. Sie stellen vielmehr scheiben- oder polsterförmige Körper dar, mit tief-gyrös faltiger [Diatrype spec. (Fig. 114), Qua-

Fig. 114. Diatrype quercina Fr. *a* Spermogonium, auf einem Stück Rinde, durch Entfernung des Periderma frei gelegt. Die gyrös faltige, kegelförmig zulaufende Oberfläche trägt das Spermatienhymenium. *b* senkrechter Längsschnitt durch ein Spermogonium; aus einer Oeffnung in dem bedeckenden Periderma quillt eine rankenförmige Spermatienmasse hervor. *a* und *b* schwach vergr. *c* Fragment eines dünnen Durchschnittes durch die Oberfläche des Spermogonium, mit sichelförmigen Spermatien und ihren Sterigmen, 360fach vergr. Nach Tulasne.

ternaria, Stictosphaeria Tul.] oder glatter (Calosphaeria princeps Tul.), spermatienbildender Oberfläche, welche ihrerseits nur von den peripherischen Schichten der Baumrinde bedeckt wird. Durch einen engen Spalt letzterer, der meist über einem zapfenförmigen Vorsprung des Pilzkörpers entsteht, quellen die Spermatien dann hervor. Nach der sonst vollen Uebereinstimmung darf man diese Körper wohl auch den Spermogonien zurechnen, als solche, bei denen die eigene Aussenwand fehlt und durch die Rindendecke ersetzt wird. Damit ist aber auch noch die weitere Concession begründet, für frei auf dem Substrat gebildete, polster- oder keulenförmige Körper, wie sie für Bulgaria sarcoides, Peziza fusarioides von Tulasne beschrieben sind, die Bezeichnung offener Spermogonien zuzulassen, denn diese Körper sind auf ihrer Oberfläche mit einem Hymenium bedeckt, welches sich sammt seinen Producten jenem der vorher erwähnten, nicht offenen Spermogonien gleich verhält.

Der dritte Punkt der Uebereinstimmung aller hier in Rede stehenden Bildungen endlich liegt in ihrer örtlichen und entwickelungszeitlichen Beziehung zur Bildung der Ascusfrüchte. Auch hier treffen wir in allen gut untersuchten Fällen dasselbe Verhältniss wie bei Collema und Polystigma; die Spermogonien- und Spermatienbildung geht jedesmal dem Auftreten der Früchte voraus oder coincidirt mit dem der ersten wahrnehmbaren Anfänge dieser. Dass hierbei Spermatienbildung auch über die Zeit der Fruchtanlegung hinaus fortdauern oder an langlebigen Thalluskörpern die successive Bildung der beiderlei Organe sich wiederholen kann ist nicht ausgeschlossen und ändert an der Hauptsache nichts. Ihrer Anordnung nach kommen beiderlei Organe meist nahe bei einander auf demselben Thalluskörper vor; selten ist ihre für manche Lichenenpilze (Spilonema Bornet, Ephebe pubescens) angegebene diöcische Vertheilung, auf welche auch oben, bei Collema schon hingedeutet wurde.

Bestimmte Kenntniss von der Function aller in diesem § Spermogonien und Spermatien genannten Körper haben wir nicht. Was wir darüber vermuthen dürfen ergibt sich theils aus den früheren Abschnitten, theils wird darüber nachher (§ 74) zu reden sein.

§ 70. Wenn im Vorhergehenden ein Hauptgewicht gelegt wurde auf die durchgreifende geringe Grösse, Einfachheit des Baues und Keimungsunfähigkeit oder richtiger ausgedrückt nicht beobachtete Keimfähigkeit der Spermatien so resultirt hieraus eine Schwierigkeit für die Beurtheilung einer Reihe von weiteren Fällen, welche zunächst zusammengefasst werden mögen als die der zweifelhaften Spermatien. Es liegt nämlich eine Reihe von Beobachtungen vor, nach denen kleine stab- oder kugelförmige Zellchen, denen alle bekannten positiven und negativen Eigenschaften von Spermatien zukommen, an anderen Orten abgeschnürt werden als in oder auf distincten Spermogonien.

Dahin gehören erstlich die Angaben über ihr Vorkommen in den Sporenfrüchten selbst, zwischen oder neben den Ascis.

Gibelli[1]) sagt, dass bei einer Anzahl Verrucarieen, besonders bei denen

1) Sugli org. reprod. del gen. Verrucaria, Mem. Soc. ital. di Sc. natur. Vol. I.

mit einfachen Sporen und paraphysenfreiem Hymenium, keine eigentlichen Spermogonien vorkommen, sondern der untere Theil des Peritheciums von den Ascis, der obere von spermatienbildenden Sterigmen ausgekleidet wird; eine Angabe, welcher jedoch andere Beobachter [1]) nicht zustimmen.

Nach Tulasne finden sich bei dessen Peziza benesuada (Fig. 115) in einzelnen, keineswegs in allen Apothecien zwischen den Ascis, an den Orten, wo sonst die Paraphysen stehen, dünne verzweigte Fäden, welche unzählige stäbchenförmige »Spermatien« abschnüren; ebensolche Organe nehmen den Rand der schlüsselförmigen schlauchführenden Hymenien von Cenangium Frangulae Tul. ein.

Kleine runde keimungsunfähige Zellchen, von denen später noch die Rede sein wird, sollen nach Brefeld [2]) zuweilen von Verzweigungen der Paraphysen bei Peziza Sclerotiorum abgeschnürt werden.



Fig. 115.

Der zweite Ort des Vorkommens solch zweifelhafter »Spermatien« sind die — ausser ihnen auch Sporen producirenden — Pycniden mancher Species; so, nach Tulasne, von Cenangium Fraxini Tul., Dermatea carpinea Fr., D. Coryli Tul., D. dissepta Tul., wo die spermatienbildenden Fäden ebenfalls vorzugsweise den Rand der Hymenien einnehmen; ferner bei Dermatea amoena Tul., Peziza arduennensis und Aglaospora.

Drittens werden nicht keimende, Spermatien vergleichbare vergängliche Zellchen bei manchen Arten abgeschnürt an fadenförmigen Aestchen des Myceliums und selbst an den Keimschläuchen oder sogar direct an den keimenden Sporen.

Brefeld [3]) fand in Culturen der Peziza (Sclerotinia) tuberosa auf dem Mycelium solche Bildungen in Menge. Kurze oft ähnlich Penicillium büschelig verzweigte Aestchen schnüren auf ihren Zweigenden secundan reihenweise kugelige, ein stark lichtbrechendes (Fett? -) Kügelchen enthaltende Zellchen ab, welche durch Gallerte verklebt, auf ihren Trägern sich anhäufen. Ebensolche Bildungen fand Tulasne [4]) schon an den Keimschläuchen in Wasser ausgesäter Sporen derselben Species sowie der P. bolaris und Durieuana. An alten Culturen des Myceliums von P. Sclerotiorum findet, wie Brefeld ebenfalls angibt und ich bestätigen kann, manchmal die gleiche Erscheinung statt, jedoch, soweit meine Erfahrung reicht, nur in einzelnen, nicht näher definirbaren Fällen. Selten, und nur in schlechten, notorisch kranken Aussaaten fand ich sie auch schon an den jungen Keimschläuchen dieser Species. Jene in den Bechern

Fig. 115. Aus dem Hymenium von Peziza benesuada Tul. Ascus, umgeben von »Spermatien« abschnürenden Paraphysen«. Stark vergr. Nach Tulasne.

1) Stahl, Beitr. z. Entw. d. Flechten, I, p. 40.
2) Schimmelpilze IV, p. 121.
3) Schimmelpilze IV, p. 113.
4) Ann. sc. nat. 3. Sér. XX, p. 174. Carpol. III, Taf. XXII.

der P. Sclerotiorum abgeschnürten Zellchen von denen oben die Rede war, sind nach Brefeld den hier beschriebenen gleich. Dieselben Gebilde wie bei genannten Arten treten nicht selten auch bei P. Fuckeliana auf, an alten üppigen auf Objectträger in Fruchtsäften aus Ascosporen erzogenen Mycelien (vgl. Fig. 116). Ganz ähnliche Bildungen, die schmal flaschenförmigen Sterigmen je nach der individuellen Ueppigkeit einzeln oder büschelig beisammen, fand Zopf an dem Mycelium von Chaetomium-Arten, und zwar besonders von mangelhaft ernährten Exemplaren, desgleichen bei Arten von Sordaria (S. curvula, minuta, decipiens) wo sie schon Woronin (bei S. coprophila) gesehen hatte.

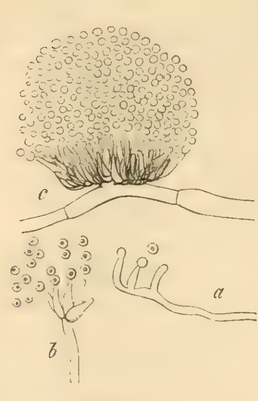


Fig. 116.

Bei Tulasne's[1]) Peziza Cylichnium sprossen Körperchen der beschriebenen Art direct aus den Zellen der in Wasser gesäten (mehrzellig zusammengesetzten) Sporen aus. Auch die stabförmigen Zellchen, welche bei Nectria inaurata, Lamyi[2]) aus den Sporen noch innerhalb des Ascus aussprossen, diesen oft dicht erfüllen und daher zu sonderbaren Missverständnissen Anlass gegeben haben, mögen hier noch erwähnt sein. Es ist wenig wahrscheinlich, dass diese letzteren Bildungen mit den vorher besprochenen gleiche Bedeutung haben. Das Gemeinsame besteht für sämmtliche lediglich in der äusserlichen Aehnlichkeit und in dem Mangel sicherer Kenntniss über ihren morphologischen und physiologischen Werth.

§ 71. 4. Gonidien. Für die wenigen oben (S. 258 unter I) angeführten Formen haben die bisherigen Beobachtungen den einfach genannten Entwickelungsgang mit Sicherheit ergeben. Auch die allermeisten Flechtenpilze entbehren der Gonidien, wenn man nicht zu letzteren die in § 116 zu beschreibenden Soredien rechnen will, was allerdings mit gutem Grunde geschehen könnte; andere Gonidienbildungen werden nur für wenige Species derselben, also als Ausnahmefälle angegeben und dürften auch für diese nicht ausser Zweifel sein.

Die Mehrzahl der untersuchten Ascomyceten, zumal Pyrenomyceten, hat pleomorphen Entwickelungsgang, mit ausgiebiger oft mehrgestaltiger Gonidienbildung. Alle Gonidien sind, wie in den eben beschriebenen Beispielen,

Fig. 116. Peziza Fuckeliana. Aus einer Objectträgercultur (auf Traubensaft) nach Uebergiessung mit Alkohol unter Wasser. *a* drei junge, »Spermatien« bildende Sterigmen an der Spitze eines Mycelastes, an dem mittleren die Abgliederung sichtbar. *b* reichere Sterigmengruppe, vor ihr abgetrennte »Spermatien«. *c* Profilansicht eines starken, dichten, wohl von mehr als einem Mycelfaden entspringenden Sterigmenbüschels, dessen Scheitel eine — nur skizzirte Anhäufung abgeschnürter und in Gallerte eingebetteter »Spermatien« trägt. Vergr. 375.

1) l. c. u. Carpol. III, p. 200, 202.
2) Vgl. Janowitsch, Bot. Zeitg. 1865, p. 149.

acrogen oder intercalar abgegliederte, einzellige oder mehrzellig-zusammengesetzte Sporen. Sie treten, wie die anatomische Untersuchung und die streckenweise Verfolgung der Entwickelung ergibt, der Regel nach auf als Vorläufer, »Vorformen« der Ascusfrüchte; sei es, dass ihre Entwickelung ein Ende hat, wenn die Bildung oder wenigstens die Ausbildung der Ascusfrüchte beginnt, oder dass sie zwar früher als diese erscheinen, aber noch gleichzeitig mit denselben zu wachsen fortfahren. Für den ersten Fall ist die oben beschriebene Claviceps ein exquisites Beispiel, insofern bei ihr Gonidien und Früchte sogar in successiven Vegetationsperioden aufeinander folgen. Einen ähnlichen Gang, allerdings ohne Sclerotienbildung, hat nach Tulasne (Carpol. II) die Entwickelung von Stigmatea-Arten und wahrscheinlich manchen anderen laubbewohnenden kleinen Pyrenomyceten. Ferner die oben beschriebene Epichloe, der sich Tulasne's Xylarieen (Xylaria, Poronia, Ustulina, Hypoxylon), Nectria-Arten, zumal N. cinnabarina (= Tubercularia vulgaris P.) ähnlich verhalten. Die zusammengesetzten Fruchtträger dieser Formen sind anfangs von einem gonidienbildenden Hymenium überzogen, welches zu wachsen aufhört und abgestossen wird, sobald die Ausbildung der innerhalb seiner Insertionsfläche angelegten Perithecien fortschreitet.

Für einen weiteren Fall sind die oben beschriebenen Erysipheen, Fumago salicina (Tul. Carpol. II) Cucurbitaria macrospora (Fig. 117), Pleospora polytricha, Clavariarum (Tul. l. c.) u. a. m. Beispiele. Reife und reifende Perithecien können hier mit in Entwickelung begriffenen Gonidienträgern auf demselben Mycelium oder Stroma bei einander stehen.

Es braucht kaum gesagt zu werden, dass der an diesen Beispielen gezeigte Rhythmus der Succession nicht immer mit schematischer Regelmässigkeit eintritt; und dass von demselben erhebliche Abweichungen vorkommen können, zeigt schon das S. 243 beschriebene Beispiel der Peziza Fuckeliana.

Was die Orte des Vorkommens und die Anordnung und den Bau der Gonidienträger betrifft, so liegen Angaben vor, denen zufolge dieselben bei einzelnen Arten in den Ascusfrüchten selbst, ähnlich wie die oben (S. 262) erwähnten zweifelhaften Spermatien vorkommen sollen. Nach Berkeley[1]) finden sich bei Sphaeria oblitescens B. et Br. zwischen den Ascis einzelne Paraphysen, von denen 1 bis 2 Glieder zu länglichen septirten »Sporen« angeschwollen sind, und bei Dothidea Zollingeri Berk.[2]) solche, deren Endzellen ovalen einfachen Sporen gleichen. Aehnliches gibt Berkeley[3]) für eine Species von Tympanis und für Lecidea sabuletorum[4]) oder eine verwandte Form an; Angaben, welche, wie schon Tulasne[5]) andeutet, noch sehr der Prüfung bedürfen, da die Qualitäten dieser sporenähnlichen Bildungen nicht näher untersucht sind.

Sieht man ab von diesen wenigen zweifelhaften eventuellen Ausnahmefällen, so schliessen sich sämmtliche hierher gehörigen Erscheinungen an die

1) Ann. mag. nat. hist. Ser. III, Vol. 3, p. 373, pl. XI, fig. 32.
2) Hooker's Journ. Vol. III, 1844, p. 336.
3) Introd. Crypt. Bot. p. 244.
4) Vgl. Ann. Mag. Nat. hist. 2. Ser. Vol. IX, und Crypt. Bot. p. 391.
5) Mém. s. les Lichens, p. 110.

oben beschriebenen genau untersuchten Beispiele an. Je nach dem Einzelfalle finden sich

a) Frei fadenförmige Gonidienträger; vielfach von scharf charakteristischer Gestaltung, wie bei Penicillium, Eurotium, Erysiphe u. s. w. und in solchen Fällen früherhin bestimmten Formgenera eingeordnet. So z. B. bei Hypomyces-Arten (Verticillium-, Sepodonium-, Mycogone-Formen der alten Beschreibungen, Fusisporium Solani)[1], Nectria-Arten (Fusisporium, Spicaria spec. der alten Beschreibungen) u. s. w. Hierzu kommen andere Formen, bei welcher die Unterscheidung zwischen Gonidien, Gonidienträgern einerseits und Theilen des Myceliums andererseits minder scharf ist, je nach dem Einzelfall willkürlich getroffen werden kann, bis zu den extremen Fällen in welchen jede Zelle einer Hyphe oder eines Hyphenstranges die zuerst als Mycelium fungirt haben, die Eigenschaften einer Spore annimmt. Letztere Erscheinung ist für die extremen Fälle anschaulich als Dauermycelbildung bezeichnet und für saprophytische Pyrenomyceten besonders von Bauke und Zopf ausführlich studirt, von älteren Beobachtern übrigens gelegentlich oft erwähnt worden. Sie tritt ein an alten, zumal schlecht ernährten Mycelien, z. B. von Pleospora, Fumago, Cucurbitaria, indem die Zellen des Mycels derbe, meist braune Wände erhalten, Reservestoffe bilden und hiermit in einen Ruhezustand eingehen, um unter geeigneten Bedingungen wiederum als Sporen zu keimen. Mit jenen den Ruhezustand characterisirenden Veränderungen können Gestaltenänderungen, speciell Anschwellung der einzelnen Zellen zu runden Formen verbunden sein oder nicht, so dass die Dauerzustände in sehr verschiedenem Grade von den vegetativen Mycelformen differiren.

b) Gonidien abschnürende dichte Hymenien auf der freien Aussenfläche von Fruchtkörpern. Beispiele hierfür: Claviceps (p. 247) Epichloe, die oben erwähnten Nectrieen, Xylarieen (vgl. Fig. 103, *A*, S. 234), Cucurbitaria macrospora (Fig. 117) und viele andere. Die Form der einzelnen zum Hymenium vereinigten Gonidienträger, der specielle Modus der Abgliederung der Gonidien an ihnen und der Bau und die Form der letzteren selbst sind nach Species aufs mannigfaltigste verschieden. Ferner ist, je nach Species, die Gonidienbildung ausschliesslich oder doch so gut wie ausschliesslich auf jene Hymenien, resp. die sie tragenden Stromata beschränkt, z. B. Nectria cinnabarina und die übrigen letzterwähnten Genera,

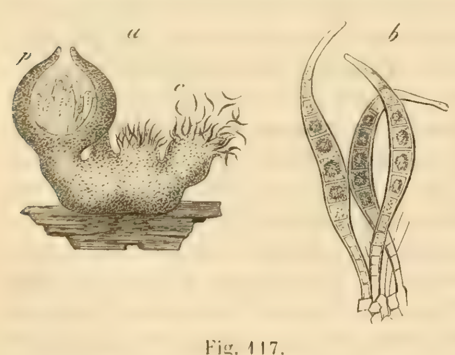


Fig. 117.

Fig. 117. Cucurbitaria macrospora Ces. u. de Not. *a* Stroma im Längsschnitt, schwach vergr. *p* entwickeltes Perithecium, *c* Gonidienlager. *b* Gonidien auf ihrem Träger. Vergr. etwa 200. Nach Tulasne.

1) Reinke und Berthold, die Zersetzung d. Kartoffel durch Pilze, 1879.

oder aber gonidienbildende Hyphen gleichen Baues können sowohl zu den Hymenien vereinigt als auch einzeln auf fädigem Mycelium, also in Hyphomycetenform auftreten, z. B. Nectria Solani, Hypomyces Solani [1]).

Ob es sich übrigens in den beispielsweise citirten Fällen, zumal der Xylarieen, jedesmal um Gonidien handelt oder auch um (nicht keimende) Spermatien ist oft unsicher und von Fall zu Fall zu untersuchen.

c) Pycniden: Gonidien bildende Behälter, Conceptakel, gleicher oder ähnlicher Eigenschaften wie oben für Pleospora beschrieben, die in ihnen erzeugten Gonidien Pycnosporen, Pycnogonidien, gewöhnlich Stylosporen genannt. Diese Behälter fehlen vielen, wohl den meisten Ascomycetenspecies, z. B. allen sub *b*, den meisten sub *a* genannten Formen, fast allen Flechtenpilzen. Für letztere werden sie zwar angegeben von Lindsay bei Bryopogon jubatus Kbr., Imbricaria saxatilis und sinuosa Kbr.; von Gibelli bei »Verrucaria carpinea Pers.«, Sagedia carpinea Mass., S. Zizyphi Mass., S. callopisma Mass., S. Thuretii Kbr., Pyrenula minuta Näg., P. olivacea Pers., Verruc. Gibelliana Garov; von Füisting bei Opegrapha varia, Acrocordia gemmata Mass., Acrocordia tersa, Sagedia netrospora Hepp, Sagedia aenea. Auch Lindsay's Angaben über zweierlei Spermogonien bei Roccella Montagnei Bel. und Opegrapha vulgata Ach. gehören vielleicht hieher, insofern die einen der als Spermogonien bezeichneten Behälter Pycniden sein könnten. In allen diesen Fällen ist jedoch über die Entwickelung der in Rede stehenden Organe so wenig ermittelt, dass es unentschieden bleiben muss, ob sie den genannten Species oder den Thallus dieser bewohnenden Parasiten angehören.

Die Pycniden werden je nach den Species, gleich den Perithecien entweder einzeln von dem fädigen Mycel gebildet, oder sind zusammengesetzten Trägern, Stromata ein- oder aufgesetzt (z. B. Cucurbitaria Laburni, Dothidea Melanops u. a., vgl. Tulasne, Carpol. II). Ihre Entwickelung findet in mehreren beobachteten Fällen in der S. 249 für Pleospora beschriebenen Weise statt, nämlich durch Wachsthum eines intercalaren Mycelfadenstückes unter unregelmässig allseitwendiger successiver Theilung und schliesslicher Differenzirung seiner Zellen. Zweige der benachbarten Hyphen umspinnen dabei gewöhnlich den so entstandenen Körper und betheiligen sich hiermit an dem Aufbau seiner Wand. Vgl. Fig. 118. So nach Gibelli und Griffini, Eidam und Bauke ausser bei Pleospora herbarum bei Cucurbitaria elongata, Leptosphaeria doliolum und zwei anderen nicht näher bestimmten Formen; nach Zopf bei manchen Pycniden von Fumago; auch Brefeld's »Pycnis sclerotivora« ist hier anzuschliessen. Statt dieser meristogenen Anlegung entstehen andere Pycniden symphyogen, d. h. durch Vereinigung und Verflechtung von Hyphenzweigen; z. B. die als Cicinnobolus beschriebenen, manche von Fumago, die von Bauke untersuchte Diplodia-Form. Pleospora polytricha zeigt nach Bauke sogar ein intermediäres Verhalten, indem der innere Theil des Körpers meristogen und die äusseren zahlreichen Wandschichten symphyogen entstehen. Im erwachsenen Zustande können die Formen differenter Entstehungsweise durchaus

1) Vgl. Reinke u. Berthold, l. c.

ähnlichen Bau besitzen, wie z. B. die Vergleichung von Cicinnobolus (Fig. 119) und Pleospora zeigt.

Die Gestaltung der Pycniden ist im allgemeinen jener von Perithecien oder Spermogonien gleich, letzteren auch in sofern, als je nach Species der Innenraum theils einfach, theils durch Vorsprünge der Wand in meist unregelmässige, enge, nach der Mündung zu communicirende Höhlungen getheilt ist.

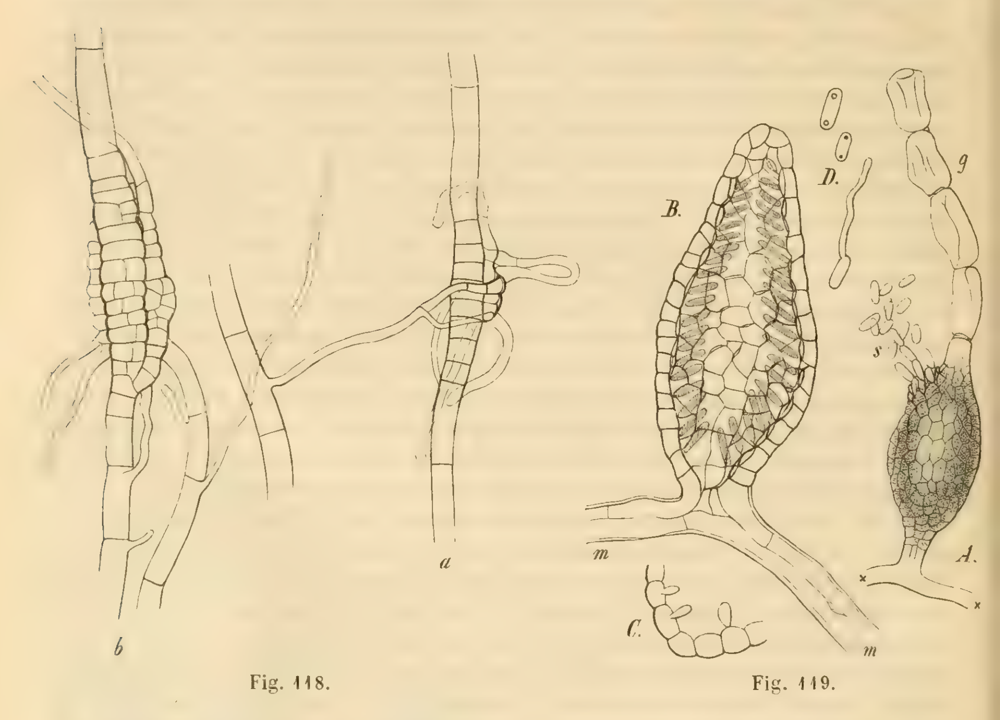


Fig. 118. Fig. 119.

Die Pycnosporen zeigen je nach den Arten die verschiedenartigen allgemein vorkommenden Modificationen der Sporenstructur. Man kann nöthigenfalls

Fig. 118. Pleospora Alternariae Gibelli. (Bestimmung wegen Mangels der Perithecien nicht sicher). Junge Entwickelungszustände von Pycniden. *a* Beginn der Anschwellung und lebhaften Quertheilung des zur Pycnide werdenden intercalaren Hyphenstücks, welchem sich Zweige derselben und einer benachbarten Hyphe anlegen. *b* älterer Entwickelungszustand. Die definitive Structur dieser Pycniden ist der in Fig. 119 dargestellten durchaus ähnlich, nur dass die Wand mehrschichtig ist. Vergr. 600.

Fig. 119. Cicinnobolus Cesatii (de By., Beitr. III), in Erysiphe schmarotzend. *A* reife Pycnide von aussen gesehen, links oben geöffnet und die Sporen *s* entlassend. Sie hat sich in einem Gonidienträger der Erysiphe entwickelt, welcher dem Mycelfaden × × aufsitzt und auf seinem Scheitel vier abgestorbene Gonidien (*g*) trägt. Vergr. 380. Nach Tulasne. — *B* fast reife, kleine Pycnide, entwickelt in einem Aste des Erysiphe-Mycelfadens *m*—*m*, in welchem man die dünnen Mycelfäden des Cicinnobolus verlaufen sieht. Von der durchscheinenden Peridie sind Oberfläche und optischer Längsschnitt gezeichnet; letzterer zeigt die aus der einschichtigen Wand ins Innere sprossenden jungen Sporen. *C* Querschnitt durch die Wand, mit drei vorsprossenden Sporenanfängen, von einer reifen Pycnide. *D* zwei reife, frisch ausgetretene und eine keimende Spore. *B*, *C*, 600mal, *D* 300mal vergr.

zwei extreme Formen unterscheiden: Kleinsporige Pycniden (dem alten Formgenus Phoma entsprechend) mit sehr kleinen, farblosen, länglichen, in Gallerte eingehüllt massenweise aus der Mündung entleerten Sporen, z. B. Pleospora, Cucurbitaria elongata; und Grosssporige, mit relativ grossen, einfachen oder zusammengesetzten, oft derb- und braunhäutigen.

§ 72. Gleichwie bei den oben beschriebenen, vollständig untersuchten Species kommen auch bei den hier in Rede stehenden, die verschiedenen Formen der Gonidien und Gonidienträger je nach Species mit den Perithecien sowohl, als auch eventuell mit einander in den mannichfaltigsten Combinationen vor. Beispiele dafür, welche als sichergestellt betrachtet werden dürfen, finden sich in den citirten Arbeiten, zumal Tulasne's Carpologie. Manche in letzterem Buche und noch mehr die in der neueren descriptiven Litteratur enthaltenen sind allerdings mit Vorsicht aufzunehmen. Wie schon aus einigen vorstehenden Daten zu entnehmen ist und hier noch bestimmter hervorgehoben sein mag, hat jede Species ihren inhärenten, ererbten Eigenschaften nach die Fähigkeit der Ascusbildung sowohl als der Gonidienbildung innerhalb engerer oder weiterer Grenzen. Aeussere Ursachen, zumal Menge und Qualität der disponibeln Nährstoffe bedingen dann vielfach die thatsächlich eintretenden Erscheinungen. Mit Rücksicht auf letzteren, später (§ 73) noch weiter zu erörternden Gesichtspunkt seien hier noch einige Beispiele hervorgehoben.

Einförmig zeigen sich, soviel bekannt die Xylarieen Ustulina, Poronia, Hypoxylon, indem sie, gleich Epichloe (und Claviceps) auf dem jungen Stroma Gonidien einer bestimmten Form bilden und dann die Perithecien. Cucurbitaria Laburni[1]) bildet in abgestorbener Rinde von Cytisus Laburnum stattliche flach polsterförmige rundliche Stromata, welche zuletzt, einige Millimeter breit, mit zahlreichen schwarzen runden Sporenbehältern bedeckt aus dem durchrissenen Periderma hervortreten. Die Behälter sind theils Perithecien, theils Gonidienbehälter, Pycniden, mit einfacher Höhlung und engem Mündungscanal; und zwar kann, nach Tulasne, ein Stroma nur Perithecien oder nur Pycniden führen, gewöhnlich trägt es aber beide und zwar der Pycniden mehrerlei. In letzterem Falle treten die Behälter auf dem während ihrer Bildung an Grösse zunehmenden Stroma in folgender ohngefährer zeitlicher und centrifugaler Succession auf.

1. In der Mitte des Stroma eine oder einige relativ grosse farblose Pycniden, ebenfalls farblose, zarte, unseptirte, cylindrisch-ovale, 5—10 μ lange Sporen auf kurzen Trägern bildend.

2. Zahlreiche Pycniden mit derben schwarzen Wänden und auf kurzen Trägern abschnürend:

a) farblose, an Grösse sehr ungleiche Sporen,

b) mit schwarzbrauner Wand versehene, ungetheilte oder mit einer Querwand versehene, denen von 1. an Gestalt und Grösse ohngefähr gleiche Sporen,

c) ebenfalls braune aber 20—30 μ lange, 7—10 μ breite, vielzellig zusammengesetzte Sporen. Jede dieser Sporenformen kommt meist für sich allein in besonderer Pycnide vor, so dass also viererlei Pycniden zu unterscheiden sind; doch treten auch Combinationen, besonders von *a*) und *c*) in einem Behälter auf.

3. Die Perithecien. —

Für alle in den Pycniden erzeugten Sporenformen ist die Bildung von Keimschläuchen beobachtet. Andere Gonidienformen sind bei C. Laburni nicht gefunden.

Für die regelmässige Bildung von zweierlei Gonidien sind Arten von Hypomyces characteristische Beispiele, welche, als Hyphomyceten, theils grössere Schwämme, zumal

---

1) Tulasne, Carpol. II, p. 215, Taf. 27.

Hymenomyceten bewohnen, wie H. rosellus, chrysospermus u. a.[1]), theils anderweitige todte Pflanzentheile, wie der H. Solani auf faulen Kartoffeln[2]). Ausser den — relativ selten vorkommenden Perithecien und immer früher als diese producirt das Mycelium 1) Microgonidien, relativ zartwandige, farblose, übrigens ziemlich stattliche Sporen von Ei-, Cylinder- oder Spindelform, ein- oder zusammengesetzt mehrzellig, succedan köpfchenweise abgeschnürt, auf den Zweigenden wirtelig oder unregelmässig verästelter Träger, welche den alten Formgenera Verticillium, Dactylium, Fusisporium u. a. zugezählt wurden. 2) Megalo- oder Macrogonidien, zuweilen auch Chlamydosporen genannt, meist acrogen einzeln, selten auch zu einigen hinter einander auf Zweigen derselben Hyphen, welche die Microgonidien produciren. Die Bildung der Macrogonidien beginnt meist später als jene der anderen. Sie sind von diesen durch derbe, oft warzig unebene, meist gefärbte Membranen, bei den meisten Arten auch durch beträchtlichere Grösse ausgezeichnet, und je nach der Species wiederum ein- oder zusammengesetzt mehrzellig. Ihre Derbwandigkeit zeigt an, dass sie zu dauerndem Ruhezustand geeignet sind. Reinke und Berthold haben gezeigt, dass bei H. Solani aus den Keimschläuchen sowohl der beiderlei Gonidien, als der Ascosporen Mycelien erwachsen, welche wiederum beiderlei Gonidienträger produciren können. Tulasne's minder vollständige Angaben stehen hiermit im Einklang; vollständigeres ist über den Gesammtentwickelungsgang nicht ermittelt.

Als ein Beispiel eines Formenkreises, welcher an Reichhaltigkeit den für Pleospora, Nectria ditissima oben beschriebenen noch übertrifft, kann hier schliesslich Zopf's Fumago[3]) noch angeführt werden. Obgleich Zopf bei seinem Pilze Ascusfrüchte nicht gefunden hat, stelle ich denselben hier doch zu den Ascomyceten, weil die sehr ähnliche F. salicina nach Tulasne[4]) Ascusfrüchte besitzt, und rechtfertige mein Verfahren damit, dass ja in dieser gegenwärtigen Betrachtung überhaupt von den nicht ganz vollständig bekannten Ascomyceten die Rede ist. Die Fumagoformen finden sich als »Russthau« in Form schwarzer russiger Ueberzüge auf lebenden Pflanzentheilen. Zopf hat die seinige vorwiegend in reinen Objectträgerculturen in zuckerhaltigen Nährlösungen verschiedener Concentration untersucht, und die Uebereinstimmung der Culturformen mit den spontan vorkommenden constatirt.

Das Mycelium des Pilzes wird von kurzgliedrigen Hyphen gebildet, welche, gleich den Zellen der verschiedenen Gonidienträger, gewöhnlich bald braune und mit gelatinöser farbloser Aussenschicht überzogene Wände und fettreichen Inhalt annehmen. Gonidien bildet der Pilz acrogen auf, resp. in distincten Trägern oder Behältern. Sie seien Acrogonidien genannt. Sie stellen, frisch gereift, zarte, farblose, gelatinös behüllte Zellchen dar, von ellipsoidischer Form, mit einem Fetttröpfchen im Brennpunkt der Medianellipse, etwa 4—5 μ lang und 2 μ breit. Ihre Bildung kommt in verschiedenen Formen zu Stande.

a) Bei mager (höchstens fünfprocentige Nährlösung) und möglichst trocken gehaltenen Culturen entwickeln sich an entsprechend magerem Mycelium kleine, schlank aufrechte, wenigzellig-fadenförmige Träger, welche die Acrogonidien succedan-köpfchenweise auf ihrem Scheitel, auch wirtelständig unter dem oberen Ende der subterminalen Zellen abschnüren (Zopf's Microgonidienbildung). In reichlicher Ernährung bilden sich stärkere Mycelien und an diesen

b) Aufrechte Büschel vielgliedriger, Acrogonidien abschnürender Hyphenzweige. Diese entspringen zu 2—12 dicht bei einander, aus anfangs dicht-paralleler Stellung spitzwinklig divergirend und können gegen 1 mm hoch werden; die eines Büschels erreichen annähernd gleiche Höhe. Die unteren Zellen jeder Hyphe sind gestreckt-cylindrisch, die oberen kurz, kaum länger als breit und von ihnen wachsen wiederum kurzgliedrige, meist einseitswendig geordnete Zweige aus, in derselben Richtung wie ihr Hauptstamm, und diesem annähernd gleichhoch werdend — einigermaassen vergleichbar dem Zweigbüschel

---

1) Vgl. Tulasne, Carpol. III.

2) Reinke u. Berthold l. c.

3) Die Conidienfrüchte von Fumago. N. Act. Leopold. Bd. XL.

4) Carpol. II.

am Ende der Gonidienträger von Penicillium. Die kurzen Zellen aller dieser Büschelzweige schnüren nun Acrogonidien ab, die terminale auf ihrem Scheitel, die übrigen neben ihrer oberen Grenzwand, und zwar meist alle nach gleicher Richtung einseitwendig.

c) Die nach Art von *b* am Mycel angelegten Büschel von Traghyphen können, bei sonst gleichen Eigenschaften, ihrer ganzen Länge nach fest zu einem Strange vereinigt bleiben. Dieser ist anfangs etwa cylindrisch, mit der Bildung der abschnürenden Endverzweigungen wird sein Scheitel trichterförmig verbreitert, die Zweigenden treten pinselähnlich aus einander; und zwar findet die Abschnürung nur im Inneren der Trichtererweiterung statt, die Aussenseite dieser bleibt steril und sterile spitze Enden ihrer Hyphen ragen, leicht divergirend, ein kurzes Stück über das abschnürende Büschel hinaus.

d) Jene sterilen Hyphenenden können, zu einer schmal conischen, oben offenen Röhre seitlich fest vereinigt, weit über die abschnürende Region hinauswachsen. Findet dies statt, so entsteht mit anderen Worten ein symphyogener Gonidienbehälter, eine Pycnide von mehr oder minder gestreckt flaschenförmiger Gestalt. Der Bauchtheil der Flasche ist die abschnürende Region. In ihr fand Zopf die Gonidienabschnürung immer von den Zellen der einschichtig bleibenden Wand, nicht auch von anderen ins Innere ragenden Hyphenzweigen ausgehend.

e) Pycniden wesentlich des gleichen definitiven Baues wie bei *d*, nur von minder gestreckten rundlichen Formen, mit meist zweischichtiger Wand können endlich auch auf meristogenem Wege entstehen.

Wie von vornherein zu erwarten, fehlt es nicht an Zwischenformen zwischen den durch *b*) bis *e*) bezeichneten Bildungen.

2) In verdünnte (5 %) Nährlösung gesät, keimen die Acrogonidien in Sprosspilzform; und zwar bei geringem Luftzutritt mit oval-rundlichen, Saccharomyces Cerevisiae ähnlich gestalteten[1]) successiven Sprossgliedern; bei freiem Luftzutritt sind die Sprosse vielfach lang-cylindrisch (»Chalara-« und Mycoderma-Form).

3) Alle beschriebenen Theile und Formen des Pilzes können, bei langsam eintretendem Nahrungsmangel, unter Schwellung, Bräunung, Fettaufspeicherung der Zellen, in Dauerzustände der mannichfachsten Specialformen übergehen, also Dauergonidien, Dauergemmen, Dauermycelien, letztere als torulöse Fäden oder krustenartige Massen auftretend. Sämmtliche Gonidien- und Dauerformen sind unter geeigneten Bedingungen keimfähig und sämmtliche unter 1) 2) und 3) aufgeführte Formen können durch geeignete Variation der Wachsthumsbedingungen wechselsweise in einander übergeführt werden.

Ob bei dem beschriebenen Pilze ausser den angeführten und den eventuellen Perithecien noch andere Propagationsorgane vorkommen, was nach Tulasne's Angaben für F. salicina (l. c.) wenigstens gefragt werden kann, mag hier dahingestellt bleiben.

§ 73. Bei pleomorphen Ascomycetenspecies ist es fast selbstverständlich, dass aus ihrem Formenkreise oft nur einzelne Glieder zu bestimmter Zeit auf einem Substrat gefunden werden, seien dieselben Ascusfrüchte oder Träger oder Behälter von Gonidien. Es wird dieses für eine Species um so häufiger der Fall sein, je leichter dieselbe sich im allgemeinen unter den verschiedensten äusseren Bedingungen über verschiedenartige Substrate verbreitet und diesen anpasst, je strenger dieselbe hierbei aber auf Vegetationsbedingungen bestimmter Qualität angewiesen ist, um ein bestimmtes, ihren Formenkreis abschliessendes Glied hervorbringen zu können. Beispiele hierfür sind von den oben besprochenen Arten Fumago, Pleospora, Sclerotinia Fuckeliana, Penicillium, deren Mycelien mit Gonidienhyphen allüberall als Schimmelbildungen auftreten und sich gleichmässig in dieser Form reproduciren, während die Sporenfrüchte viel seltener vorkommen — bei den zwei erstgenannten unter

1) Uebrigens keine Alkoholgährung erregenden.

noch nicht recht präcis ermittelten Bedingungen[1]), bei Penicillium in den oben erwähnten Culturen auf Brot und spontan auf Weinträbern, bei der genannten Sclerotinia nur an Sclerotien, welche in bestimmten Laubblättern (von Vitis, Castanea, Quercus) entwickelt und zu einem bestimmten Reifegrad gelangt sind, während auch selbst ein grosser Theil der Sclerotien dieser Species immer nur wieder Gonidien producirt, was speciell gilt für die so häufig auf todten Krautstengeln vorkommenden, das Sclerotium durum der Alten. Die meisten bekannten Species, welche überhaupt Gonidien bilden, zeigen ähnliches Verhalten: das Umgekehrte, relativ reichliche Fruchtbildung neben spärlicher Gonidienproduction ist ein relativ seltener Fall, der übrigens auch vorkommt (z. B. Melanospora parasitica). Viele, jedenfalls die meisten Gonidienformen jetzt genauer bekannter Species waren aus diesen Gründen, lange bevor man ihre genetischen Beziehungen kannte, als Formspecies beschrieben und entsprechenden Gruppen eingereiht: Pycniden, auch wohl Spermogonien den Sphaeropsideen, Cytisporeen, Phyllosticteen (Fries, Summa Veget. Scandin. II); die einfach-fädigen Gonidienträger und offenen Lager den Hyphomyceten, Haplomyceten und den Gymnomyceten Fries'. Die descriptive Speciallitteratur liefert hierüber den näheren Nachweis, und es ist wohl kaum nöthig, darauf hinzuweisen, dass diese historischen Thatsachen hier die gleichen sind, wie sie oben für die Mucorinen, Peronosporeen u. s. w. hervorgehoben wurden.

Auch jene, bei diesen Gruppen besprochene Thatsache wiederholt sich hier, dass man Formen kennt, welche Entwickelungsgliedern vollständig bekannter Species in hohem Grade, manche selbst bis auf relativ geringe Artunterschiede gleichen, für welche aber eine in den Entwickelungskreis gehörige Fruchtbildung, eine Ascusfrucht, nicht bekannt ist, andererseits aber auch kein Grund vorliegt, sie als Angehörige einer ausserhalb der Ascomyceten stehenden Gruppe anzusehen. Dieser Stand der Kenntnisse nöthigt dazu, besagte Einzelformen als homolog zu betrachten mit den ihnen ähnlichen, deren Stellung im Entwickelungsgang anderer Species man kennt, und sie dementsprechend als Spermogonien, Gonidienträger, Pycniden etc. zu bezeichnen; ein Verfahren, welches sich allerdings nur auf Wahrscheinlichkeiten stützt, aber schon in vielen Fällen durch nachträgliche strenge Beweisführung seine Rechtfertigung gefunden hat. Die meisten Haplomyceten, Gymnomyceten, Sphaeropsideen u. s. w. der alten Systeme, man kann sagen alle, welche nicht den in vorstehenden Abschnitten behandelten Gruppen angehören, ordnen sich auf diese Weise für unsere derzeitigen Kenntnisse den Ascomyceten ein, manche in ganz unmittelbarem Anschlusse an gut bekannte Ascomycetenformen, andere dann durch Vermittelung jener erstgenannten; — bei der überaus grossen Zahl von Species sowohl als Einzelformen, allerdings mit ganz anderen Schwierigkeiten der Gruppirung in praxi, als bei den wenigen Dutzend Mucorinen oder Peronosporeen.

Um mit Verweisung auf die beschreibende Litteratur, wenigstens beispielsweise einige Namen zu nennen, so sind den Pycniden — theilweise auch den Spermogonien zu subsummiren die meisten Arten der alten Formgenera Naemaspora, Cytispora, Libertella,

1) Vgl. übrigens Tulasne, Carpol. II.

Septoria, Leptothyrium, Phyllosticta, Cheilaria, Gloeosporium, Spilosphaeria, Ascochyta: Phoma, Diplodia, Myxocyclus, Hendersonia, Sporocadus, Sphaeropsis, Cicinnobolus Ehr. u. a. m.; den fädigen Gonidienträgern und offenen, Gonidien bildenden Hymenien Arten der Formgenera Cylindrosporium, Oidium, Dematium, Conoplea, Periconia, Cladosporium, Helminthosporium, Macrosporium, Dendryphium, Mystrosporium, Brachycladium, Sepedonium, Mycogone, Aspergillus, Verticillium, Polyactis, Botrytis, Fusisporium, Alternaria, Torula, Isaria, Stilbum, Atractium, Graphium, Melanconium, Stilbospora, Steganosporium, Coryneum, Exosporium, Vermicularia, Tubercularia, Sphacelia, u. v. a., von welchen die Zugehörigkeit zu jeweils bestimmten typischen Ascomyceten theils sicher, theils wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht ist. Diesen schliessen sich dann mit dem nöthigen Vorbehalt an eine Menge von Formen, von denen man derzeit nichts kennt, als das Mycelium und die Bildung den Gonidien homolog zu setzender Sporen. Diese Formen sind einestheils Angehörige der oben genannten Formgenera selbst, denn bei der Unterscheidung letzterer sah man nur auf bestimmte, manchmal selbst nach heutigen Kenntnissen sehr wenig genau untersuchte Gestaltungserscheinungen und diese können, wie man jetzt weiss, in sehr verschiedenem genetischen Zusammenhang vorkommen. Oidium leucoconium Desm., erysiphoides Fr. z. B. wurden die Gonidienträger von Erysipheen genannt, Oidium fructigenum Kze., O. lactis Fres. sind einigermaassen ähnliche, zu Erysiphen keinesfalls gehörige Formen, deren weitere genetische Beziehungen gänzlich unbekannt sind; Botrytis cinerea ist der Name der gonidienbildenden Sclerotinia Fuckeliana; B. Bassii bezeichnet eine keinesfalls in die nächste Verwandtschaft letzterer gehörige, nur für sich allein bekannte Gonidienform, etc. etc. — Anderentheils sind die hier anzuschliessenden Formen solche, welche von den genannten soweit verschieden sind, dass sie die alte Pilzbeschreibung mit besonderen Genusnamen bezeichnete; so z. B. die Hyphomycetenformen Arthrobotrys, Gonatobotrys, Haplotrichum, Cephalothecium, Stysanus etc. etc.

Solche Formen schliessen sich hier vorläufig an, weil sie nach den bekannten Erscheinungen mit Ascomyceten eben mehr Verwandtschaft zu haben scheinen, als mit anderen Pilzen. Bekannt ist von ihnen aber nur die eine, als gonidienbildende aufzufassende Form.

Von der Mehrzahl der soeben besprochenen Formen kann man jedenfalls behaupten, dass sie darum in bezeichnetem Sinne unvollständig bekannt sind, weil es an Untersuchungen zur Ermittelung ihres vollständigen Entwickelungsganges gefehlt hat. Es gibt unter denselben aber auch solche, die nicht nur fertig beobachtet, oder auch gelegentlich einmal ausgesät, sondern dauernder sorgfältiger Beobachtung und Cultur wiederholt unterworfen worden sind, und trotzdem immer nur die gleichen präsumptiven Gonidienformen reproducirt haben, ohne eine Andeutung der Ascusfrüchte oder sonstigen Entwickelungsglieder, welche nach Analogie sehr ähnlicher Formen gut bekannter Species bei ihnen zu erwarten gewesen wären. So ist z. B. der stattliche Aspergillus clavatus[1]) immer nur mit Gonidienträgern beobachtet worden; die nach dem Bau dieser und des Myceliums zu erwartenden, Eurotium oder Penicillium ähnlichen Sporenfrüchte kamen weder in Wilhelm's zahlreichen ad hoc angestellten und variirten Culturen zum Vorschein, noch in vielen anderen, welche ich im Laufe der Jahre oft wiederholt habe. Botrytis Bassii[2]) ist ein ungemein häufiger insectentödtender Pilz, welcher sich in seinen Vegetationserscheinungen der Cordyceps militaris, in der Bildungsform seiner Luftgonidien

1) Desmazières, Ann. sc. nat. 1834, II, Tab. II, Fig. 4. Vgl. K. Wilhelm, Dissert. p. 62.
2) Vgl. Bot. Zeitg. 1867.

einem anderen Pyrenomyceten, nämlich der Hypocrea rufa[1]) sehr ähnlich verhält: hundertfältig wiederholte Culturen haben von ihm aber immer nur die gleichen Gonidienbildner, nie eine Andeutung von Perithecien ergeben; was über letztere von mir[2]) als Vermuthung, von Brefeld[3]) als Behauptung geäussert worden ist, hat sich als unrichtig herausgestellt. Aehnliches muss derzeit ausgesagt werden von der ebenfalls insectentödtenden, mit Cord. militaris auch in dem Modus der Gonidienbildung sehr nahe übereinstimmenden Form, welche ich (l. c.) als Isaria strigosa beschrieben habe. Ein ferner hier zu nennender Fall ist das allverbreitete, tausendfältig cultivirte Oidium lactis, welches immer nur Mycelium mit reihenweise abgegliederten, cylindrischen Gonidien[4]) liefert. Auch das gewöhnliche Cladosporium herbarum Lk. dürfte hier zu nennen sein. Fernere hierher gehörige Beispiele haben die Untersuchungen über Pycniden geliefert. Ich erinnere an die oben resumirte Arbeit Zopf's über Fumago. Brefeld[5]) cultivirte eine auf Sclerotinia-Sclerotien nicht selten schmarotzende pycnidentragende Form unter mannichfach variirten Bedingungen durch mehr als Hundert successive Generationen, ohne je eine andere als immer wieder die Pycnidenform zu erhalten. Für andere Formen sind in Bauke's Pycnidenarbeit ähnliche Resultate enthalten; auch Ehrenberg's Cicinnobolus, welcher als Parasit Erysiphen befällt[6]), kann hier angeführt werden, und es mag hinzugefügt sein, dass die hier genannten Pycnidenformen anderen zum Verwechseln ähnlich sind, deren Zugehörigkeit zu typischen Ascomyceten ausser Zweifel steht.

Angesichts solcher Erfahrungen stellt sich wiederum die schon oben für Mucorinen und Peronosporeen discutirte Frage, ob hier nur lückenhaft bekannte Species vorliegen, welche in Wirklichkeit, unter gewissen Bedingungen die Lücke in unserer Kenntniss ergänzen, d. h. die typische Ascomycetenfrucht produciren können; oder ob es Species gibt, welche nach ihren bekannten Eigenschaften zwar typischen Ascomycetengenera nahe stehen, denselben sogar geradezu eingereiht werden können, der Ascomycetenfruchtbildung aber derzeit wirklich ermangeln. Für den letzteren Fall wäre es dann eine weitere Frage, ob und inwieweit der eventuelle Mangel abzuleiten wäre von einem Verluste oder von nicht erlangtem Besitz. Der Versuch, diese Fragen zu beurtheilen und zu beantworten, führt selbstverständlich auf das Gebiet der Vermuthungen und nöthigt zu den hier gebotenen Vorbehalten. Jede neue unerwartete Thatsache kann die Grundlagen für die Beurtheilung ändern. Beginnen wir, auf Grund der gegenwärtigen Kenntnisse, mit der zweiten Frage, so muss die Entscheidung für Verlust ausfallen, so lange nicht die oben (§ 66) entwickelten Anschauungen über die einheitliche Zusammengehörigkeit der Ascomyceten, über ihre Homologien und ihren Anschluss an Peronosporeen etc. als unrichtig erwiesen sind. Das geht aus dem Vorgetragenen von selbst her-

1) Vgl. Tulasne, Carpol. III.
2) Bot. Zeitg. 1869, p. 590.
3) Schimmelpilze IV, p. 136.
4) Vgl. oben, p. 72.
5) Schimmelpilze IV, 122.
6) Vgl. Beitr. III. u. oben, S. 268, Fig. 119.

vor und bedarf nicht nochmaliger Auseinandersetzung. Ob besagter Verlust jedesmal die gerade in Beobachtung befindliche Species, *b*, selbst betroffen hat, oder vielleicht schon eine andere, *n*, von welcher *b* abstammt, muss dahingestellt bleiben, ist übrigens für das Wesen der Sache gleichgültig. Die Annahme solchen Verlustes würde auch in Einklang stehen mit anderen von Pilzen bekannten Erscheinungen, bei welchen regressive, mit Ausschaltung bestimmter Glieder einhergehende Entwickelung von Species angenommen werden muss (vgl. unten, § 82). Und es gibt ferner innerhalb der hier in Rede stehenden Gruppe bestimmt beobachtete Thatsachen, auf Grund welcher sich leicht eine klare Vorstellung darüber gewinnen lässt, wie dieser Verlust eintreten kann. Gerade diese Thatsachen aber nöthigen dazu, vorsichtig zu sein und die bebestimmte Beantwortung sowohl der zweiten, als auch der e r s t e n unserer Fragen zur Zeit zu unterlassen. Sie bestehen darin, dass erstens, wie schon öfters hervorgehoben wurde, manche Ascomycetenspecies nur unter bestimmten, eng eingeschränkten äusseren Bedingungen Ascusfrüchte bilden, während sie sich unter sehr mannichfaltigen Bedingungen gonidienbildend reproduciren. Penicillium, Peziza Fuckeliana, wohl auch Zopf's Fumago, die Hypomycesarten, welche oben besprochen wurden, sind Beispiele hierfür. Zweitens aber gibt es pleomorphe Species, welche auch unter ganz gleichen Bedingungen eine ausgesprochene Tendenz zu gleichförmiger Reproduction besitzen, d. h. aus jeder ihrer Sporenformen ganz vorzugsweise immer wieder die gleiche reproduciren, viel seltener die anderen. Ein vorzügliches Beispiel hierfür ist Peziza Fuckeliana. Sät man in eine gute Nährlösung, z. B. Traubensaft, die Gonidien dieses Pilzes (die Sporen der »Botrytis cinerea«), so erhält man immer wieder fädiges Mycelium mit reichlicher Gonidenbildung. Sät man in dieselbe Lösung unter ganz gleichen sonstigen Bedingungen die Ascosporen, so erwächst Mycelium mit Sclerotien, Gonidienträger nie oder so gut wie nie — die Fälle, in denen sie, immer vereinzelt, auftraten, sind höchst seltene Ausnahmen und bezüglich der Reinheit der Aussaat nicht vorwurfsfrei. Macht man entsprechende Aussaaten auf geeignete, durch Auskochen möglichst von fremden Sporen gereinigte todte Blätter von Vitis, Castanea, etc., so erwachsen gewöhnlich Sclerotien; und zwar nach Aussaat von Ascosporen diese allein, d. h. ohne fädige Gonidienträger, nach Aussaat von Gonidien aber in reichlicher Begleitung dieser, welche von dem fädigen Mycelium entspringen. Bei Culturen der letzteren Kategorie können allerdings nach Aussaat der Ascosporen auch einzelne Gonidienträger erscheinen, so gut wie diese ja auch bekanntlich (S. 243) aus den Sclerotien erwachsen können. Das hier wesentliche Gesammtresultat, die Tendenz zu gleichförmiger Reproduction, wird hierdurch nicht beeinträchtigt.

Aehnliche Verhältnisse scheinen bei Pleospora herbarum (resp. Gibellis Pl. Alternariae) zu bestehen, doch kann ich über diese noch nicht bestimmt aburtheilen. Aus ähnlichen Verhältnissen möchte ich jetzt auch die Thatsachen erklären, welche ich [1]) über die gleichförmige Reproduction der als Isaria fari-

1) Bot. Zeitg. 1867, 1869 l. c.

nosa bekannten Gonidienform von Cordyceps beobachtet und welche zu einer Controverse über die von Tulasne behauptete Beziehung dieser Form zu dem Entwickelungskreise von Cordyceps militaris geführt haben.

Es muss nun weiter der Fall leicht eintreten, dass bei Species, welchen die in Rede stehende Tendenz eigen ist, diese und die äusseren Bedingungen gleichsinnig wirken. Die möglichen Consequenzen hiervon sind leicht einzusehen. Bei lange dauernder Einwirkung der gleichen Bedingungen werden sie in extremen Falle eventuell bestehen in dauernder Trennung der ursprünglich zusammengehörigen Formen von einander mit Speciesconstanz einer jeden. Für jede Form bedeutet das dann auch den Verlust der anderen aus ihrem Entwickelungskreis, mag die andere für sich fortbestehen oder aus irgend einem Grunde untergehen. Die Entstehung rein gonidienbildender Ascomycetenspecies in dem oben bezeichneten Sinne wäre hiernach sehr wohl vorstellbar.

Auf der andern Seite ist aber zu bedenken, dass jene beiden die Formbildung bestimmenden Gruppen von Ursachen, d. h. die äusseren und jene Tendenz auch im entgegengesetzten Sinne wirken, und die äusseren Ursachen jene Tendenz eventuell überwinden und zur Reproduction der andern Form aus der ersten führen können. Man kann sich ferner a priori vorstellen, dass es Fälle gibt, in welchen ganz besondere Bedingungen zusammentreffen müssen damit dieses eintritt, und solche, in denen wir, bei den im Ganzen noch recht geringen vorliegenden Erfahrungen, die vielleicht sehr einfachen Bedingungen noch nicht kennen. Wenn man 10 variirte Versuche mit dem gleichen Resultat gemacht hat, so kann der 11te auf einmal ein ganz anderes ergeben. Erfahrungen dieser Art liegen gerade auf dem in Rede stehenden Gebiet zur Genüge vor. Das sind die Gründe, welche zur Vorsicht mahnen und aus welchen die vorstehenden Andeutungen nochmals aufs ausdrücklichste als sehr reservirte Vermuthungen bezeichnet sein sollen.

§ 74. Nicht minder ist Vorsicht anzurathen bei der Beurtheilung mancher in Obigem als zweifelhaft bezeichneter Organe, auf welche hier jetzt noch einmal zurückgekommen sein muss. Der Zweifel, welcher über ihre Bedeutung besteht, wurde mehrfach dadurch zu beseitigen gesucht, dass man sie für rudimentär erklärte. Es wird daher gut sein, zuvörderst daran zu erinnern, dass rudimentär solche Organe oder Glieder genannt werden, welche die Entwickelungshöhe anderer ihnen homologer nicht erreichen, sondern vielmehr verkümmern, d. h. in jeder Beziehung auf sehr unvollkommener Stufe der Ausbildung stehen bleiben; z. B. die Staubgefässrudimente von Salvia und manchen diclinen Blüthen. Man hat wohl auch in anderem Sinne von rudimentären Organen geredet, nämlich dann, wenn ein Glied zwar hohe Ausbildung erlangt, aber nicht der gleichen Organleistung angepasst wird, welche seinen Homologen gewöhnlich zukommt, sondern, mit der hohen Ausbildung nothwendiger Weise, einer andern; z. B. das mediane Staminodium von Cypripedium. In manchen Fällen mag diese Ausdrucksweise anschaulich und daher zulässig sein, zumal da ja auch in dem Grade der Verkümmerung und Ausbildung viele Abstufungen vorkommen. Correcter redet man aber in solchen Fällen nicht von Verkümmerung, sondern von

anderer als der gewöhnlichen Anpassung, Metamorphose der betreffenden Glieder, so gut wie man Laubblätter, Ranken und Antheren in verschiedener Anpassung metamorphosirte Blätter oder Phyllome nennt, und nicht die Laubblätter rudimentäre Antheren oder umgekehrt. Hier wollen wir uns an den correcten und vorherrschend üblichen Sprachgebrauch halten und rudimentär nur die sowohl mit Rücksicht auf ihre Ausbildung als Glied, Architecturstück, als auch auf ihre Leistungsfähigkeit in jeder Hinsicht verkümmerten Theile nennen.

Es gibt noch eine andere, der ungewöhnlichen Metamorphose und rudimentären Ausbildung von Gliedern in mancher Beziehung verwandte aber davon verschiedene Erscheinung, nämlich das Vorkommen wohl ausgebildeter und functionsfähiger, aber thatsächlich, soweit nachweisbar functionsloser Organe. Die Erscheinung ist selbstverständlich selten; dass sie in Wirklichkeit, und zwar bei Reproductionsorganen vorkommt, dafür liefern die Antheridien und Samenfäden der apogamen Farne [1]) ein nach den a. a. O. dargestellten Thatsachen als sicher zu betrachtendes Beispiel. Wo es sich um Beurtheilung zweifelhafter Bildungen handelt ist daher das Vorkommen dieser Erscheinung im Auge zu behalten.

Die hier zu betrachtenden zweifelhaften Bildungen nun sind erstens die »zweifelhaften Früchte« der Aspergillen (und Sterigmatocystis van Tieghem) und zweitens die meisten Spermatien und Spermogonien. Jene Aspergillen zeigen genau den Entwickelungsgang von Penicillium. Die zweifelhaften Früchte (S. 223) sind sclerotienartige Körper, jenen von Penicillium ebenfalls sehr ähnlich, aber von denselben dadurch verschieden, dass sie wenigstens einigen Beobachtern schlechterdings keine Ascusentwickelung zeigten. Gegentheilige Angaben Brefeld's [2]) sind von diesem selbst stillschweigend zurückgenommen oder ignorirt worden [3]) nachdem Wilhelm's gründliche Arbeit darüber erschienen war. Es stellt sich nun natürlich die Frage, worin der Grund der Jahre lang immer wieder erhaltenen negativen Resultate bezüglich der Ascusentwickelung liegt. Brefeld beantwortet dieselbe damit, dass er jene Körper für »rudimentäre Anlagen von Perithecien« erklärt. Das mag für die Körper gelten, welche Brefeld bei A. flavus erhielt und als undifferenzirte knollenartige Gebilde beschreibt. Wilhelm aber erzog bei A. flavus sowohl wie bei den übrigen Arten wohl ausgebildete, bei A. flavus schwarzrindige Sclerotienkörper und zwar wiederholt und in grosser Menge; die Entwickelung geht also auch hier über das undifferenzirte Rudiment hinaus.

Ihrem Bau nach können jene Körper ebensowenig rudimentär genannt werden als die von Penicillium. Der Unterschied im Bau, welcher wirklich allgemein zu bestehen scheint, dass ihnen nämlich distincte ascogene Hyphen fehlen, die in den »Sclerotien« von Penicillium vorhanden sind, kann nicht ins Gewicht fallen, denn er besteht ja bis zur Ascusanlegung in der gleichen Weise zwischen andern Fruchtanlagen, z. B. den Perithecien von Claviceps,

1) Vgl. oben S. 132.
2) Bot. Zeitg. 1876, p. 265.
3) Schimmelpilze IV, 134.

Pleospora auf der einen, jenen von Melanospora u. a. auf der andern Seite. Diese Bedenken würden nun, wie zugegeben sein mag, auf Wortspielerei hinauslaufen wenn durchschlagende Gründe dafür sprächen, dass besagte Körper functionslos oder doch von ganz untergeordneter Function sind. Die bekannten Thatsachen aber, welche sich in die Worte resumiren lassen Sclerotienbau und augenscheinliche Homologie mit Penicillium scheinen weit eher für das Gegentheil zu sprechen und zwar dafür, dass besagte Sclerotien entwickelungsfähig, und dass sie Durchgangsstadien sind für die Entwickelung von Ascusfrüchten. Der einzigste Grund, welcher sich für Functionslosigkeit und meinetwegen dann auch für Rudimentärsein anführen lässt, besteht darin, dass man in den Paar Jahren wo man sie kennt und unter den bisher angewendeten Culturbedingungen ihre Weiterentwickelung noch nicht beobachten konnte. Dem gegenüber wird man sich am besten an Erfahrungen mit andern Sclerotien und Ruhezuständen erinnern, die dermalige Unkenntniss einfach aussprechen und noch ein Paar Jahre weiter untersuchen bevor man aburtheilt. Ich habe mich in Vorstehendem absichtlich zunächst nur auf Brefeld und Wilhelm bezogen. Van Tieghem gibt nun aber an, bei Asp. niger die Asci, ganz nach Art von Penicillium, wirklich erhalten zu haben. Bestätigt sich dieses, so fällt für Asp. niger die ganze Controverse weg; und für die andern Arten wird dann wohl das Gleiche eintreten.

Manche Zweifel, Unsicherheiten und Controversen bestehen ferner in der Beurtheilung der Spermogonien und Spermatien. Ich meine damit nicht die zahlreichen mehr oder minder unvollkommen untersuchten Einzelfälle, in welchen es unsicher bleibt, ob ein unter jenem Namen beschriebenes und einer bestimmten Species zugeschriebenes Organ dieser Species zugehört oder einer andern, die vielleicht in oder mit der erstern als Parasit lebt u. s. w. Für Fragen dieser Art gilt ganz allgemein, was oben über die Beurtheilung der genetischen Zusammengehörigkeit bei einander vorkommender Formen gesagt worden und im Grunde selbstverständlich ist; dieselben sollen hier nicht mehr berührt und nur von solchen Fällen geredet werden, in denen der genetische Zusammenhang der in Frage stehenden Organe sicher oder so gut wie sicher ist.

Zunächst fassen wir ferner nur diejenigen Spermatien, welche von Spermogonien erzeugt werden, sammt diesen letzteren ins Auge. Erinnern wir uns dabei ein für allemal, dass die Bildung der Spermatien von der acrogener Sporen in nichts wesentlichem verschieden, und dass der einzige überall wiederkehrende Unterschied zwischen beiderlei Organen der ist, dass die Sporen keimen, die Spermatien, soweit die Beobachtungen reichen, nicht. Die Keimung jener besteht in der Austreibung eines Keimschlauches, von dem sicher steht oder nach Analogie angenommen wird, dass er zum Mycelium heranwachsen kann. Tulasne, der eigentliche Entdecker der Spermatien und Spermogonien vermuthete (im Jahre 1851) in denselben männliche Sexualorgane, und zwar auf Grund theils erwähnter Nichtkeimung, theils der Erfahrung, dass die Bildung der Spermatien meistens jener der Früchte vorausgeht, Erscheinungen, welche allerdings an die von männlichen Organen anderer Gewächse bekannten erinnern. Dass zu der vermutheten eventuellen

Befruchtung speciell die Ascusfrüchte und nicht etwa Gonidienformen in directer Beziehung stehen müssen, war aus dem Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen klar. Im übrigen fehlte es zur Zeit jener ersten Entdeckungen an jeder sichern Vorstellung über den Modus der Befruchtung oder auch nur über die präsumptiven weiblichen zu befruchtenden Organe. Die Entdeckungen, welche Hinweise dafür geben konnten, erfolgten erst vom Jahre 1863 an.

In seinen ersten Arbeiten hatte Tulasne, nach ihm auch Andere, manche ihrer Kleinheit und Entstehungsweise nach spermatienähnliche Zellchen als Spermatien, ihre Behälter oder Träger als Spermogonien beschrieben, während sich bei weiterer Beobachtung herausstellte, dass jene Zellchen keimfähige Sporen, Gonidien sind, ihre Behälter also Gonidienträger oder Pycniden zu nennen. So selbst die leicht keimenden Gonidien von Claviceps und andere, in Tulasne's Carpologie erwähnte. Indem solche Erfahrungen sich mehrten musste die Frage entstehen, ob es wirklich absolut keimungsunfähige Spermatien gebe und ob nicht das Ausbleiben der Keimung in den dafür angeführten Fällen nur in Versuchsmängeln seinen Grund habe, insofern manche Sporen ja nur unter bestimmten Bedingungen keimen, und diese in den bisherigen Aussaatversuchen nicht immer richtig hergestellt hätten sein können. Antwort auf diese Frage sucht eine Arbeit von Cornu [1]) zu geben, und weitere Antwort ist aus der fast zur gleichen Zeit erschienenen Stahl'schen Collema-Arbeit zu entnehmen. Beide lauten sehr ungleich. Stahl's Arbeit zeigt, dass es Spermatien gibt, welche keine Sporen sind, sondern befruchtende Organe und lehrt den Modus der Befruchtung selbst und das zu Befruchtende kennen. Vgl. oben S. 229. Sie thut dieses allerdings nur für eine beschränkte Anzahl von Fällen; allein was über die übrigen Flechtenpilze bekannt und auch von Cornu nicht bestritten ist, zeigt weiter, dass die weitaus grösste Menge dieser Spermatien besitzt, die so wenig wie jene der Collemen je eine Spur von Keimung beobachten lassen und dass diese Spermatien denen von Collema homolog sind. Das genügt, um für diese grosse Reihe von Fällen die Spermatien und Spermogonien von Sporen und ihren Behältern zu scheiden, wenn auch über die Function der meisten jener Spermatien noch nichts Bestimmtes feststeht. Und dass auch ausserhalb der Gruppe der Flechtenbildner genau die gleichen Verhältnisse wie bei diesen vorkommen, wird durch das S. 233 beschriebene Beispiel von Polystigma evident.

Cornu auf der anderen Seite schafft die Spermatien als besondere Organe einfach ab, will sie ihrer Function nach als keimfähige Sporen betrachtet wissen, wenn auch unter Beibehaltung des bisherigen Namens. Seine Argumente dafür sind wenig überzeugend. Sie bestehen erstens darin, dass er, nach Aussaat in Nährlösungen, bisher vielleicht für keimunfähig gehaltene oder gar nicht untersuchte (z. B. Massaria Platani) »Spermatien« mancher Arten Keimschläuche austreiben sah, also zu den früher bekannten Fällen von Pseudo-Spermatien einige wenige neu hinzufügt; theils sah er andere bekannte Spermatien, ebenfalls in Nährlösungen, unter Gestaltsveränderungen anschwellen ohne aber weitere Keimungserscheinungen zu zeigen, z. B. die von

---

1) Reproduction des Ascomycètes. Ann. Sc. nat. 6. Sér. T. III.

Stictosphaeria Hoffmanni Tul., Valsa ambiens Tul. Weitere neue Thatsachen berichtet er nicht, die Aussaatversuche mit Flechtenspermatien ergaben ihm auch nur negative Resultate, die Sache wird von ihm also kaum um einen unbedeutenden Schritt weiter gefördert. Stahl's durchschlagende Resultate kann er schon darum nicht mit Erfolg zu widerlegen suchen, weil ihre ausführliche Publication erst später erfolgt ist.

Nach den festgestellten Thatsachen kennen wir also für bestimmte Species oder Genera Spermatien, resp. Spermogonien als Organe bestimmter, von Sporen verschiedener Function. Wir können uns auch eine plausibele Vorstellung bilden über die Homologien erstgenannter Körperchen mit den Antheridienzweigen oder functionirenden Antheridien anderer, der Spermatien entbehrenden Species, wie dies oben (S. 250) zu zeigen versucht wurde. Endlich kennt man eine grosse Menge Arten mit Spermatien und Spermogonien, deren Homologie mit jenen ersterwähnten nicht bezweifelt werden kann. Ueber die Function der Spermatien wissen wir dagegen in den allermeisten dieser Fälle nichts sicheres. Man kann ja allerdings die Annahme aufrecht erhalten, dass sie männliche, befruchtende Organe sind für alle jene Arten, welche ein möglicherweise zu befruchtendes Organ, Trichogyn, Ascogon haben. Auch die Thatsache des Schwellens, selbst Schlauchtreibens in Nährlösung, würde dieser Annahme nicht im Wege stehen, denn wie schon Stahl bemerkt, könnten ja bei solcher Cultur Wachsthumsprocesse eintreten, welche im natürlichen Verlauf der Entwickelung nur nach dem Zusammentreffen mit dem zu befruchtenden Organ zu Stande kommen — vergleichbar der Pollenschlauchbildung in Zuckerlösungen. Die eventuell zu befruchtenden weiblichen Organe sind nun aber, wie oben gezeigt, in Wirklichkeit nur für relativ wenige Arten bekannt, für den Rest, die grosse Mehrzahl, muss daher die Function der Spermatien als zweifelhaft bezeichnet werden. Nehmen wir an, dass sie bei Arten ohne weibliches Organ vorkommen, so können sie eine sexuelle Leistung nicht haben. Rudimentäre Organe kann man sie jedoch wohl kaum nennen; und ganz functionslos werden sie auch nicht sein, dagegen spricht die ungeheure Menge in der sie producirt werden; ihre Function bleibt vorläufig fraglich.

Wenn man sich nun nach dem Gesagten über die Unterscheidung zwischen Spermatien und kleinen Sporen, ihre und ihrer Behälter Benennung u. s. w. trösten und für die beschreibende Praxis orientiren kann, so bleibt es immer noch von Interesse, nach den etwaigen Homologiebeziehungen zwischen jenen beiderlei Organen zu fragen, denn zwischen beiden findet doch zu auffallende Uebereinstimmung statt, nicht nur nach Form und Bau, sondern, was viel wesentlicher, nach dem Orte oder dem Zeitpunkt ihres Erscheinens in dem Entwickelungsgange. Bezüglich des letzteren verhält sich z. B. die kleinsporige Anfangspycnide von Cucurbitaria Laburni wie das Spermogonium von Polystigma oder Physma. In der Keimung liegt hier, man kann ohne Uebertreibung sagen, der einzige Unterschied. Von der Keimung sind in Fällen wie der angeführte nur die Anfänge, Keimschläuche bekannt, ohne dass man weiss, was aus diesen wird. Man könnte sie daher, wie die oben citirten Pollenschläuche in Zuckerlösung, für nicht weiter entwickelungsfähige Bil-

dungen halten, wenigstens fragen ob sie dies nicht sind. Doch mag hiervon einmal abgesehen und ihre Ausbildungsfähigkeit zu Mycelium überall angenommen werden. Der Aufrechterhaltung der Homologie mit den ächten Spermatien steht diese Annahme nicht im Wege. Vielmehr kann man sich sehr wohl vorstellen, dass es sich um Homologe anderer Anpassung, Metamorphose handelt, und zwar würde diese andere Anpassung auftreten correlativ mit dem Mangel der befruchtungsfähigen weiblichen Organe, denn soweit sich die Dinge derzeit überblicken lassen kommt die in Rede stehende Erscheinung gerade bei solchen Formen vor, welche der weiblichen Organen ermangeln, dieselben, wie oben zu zeigen versucht wurde, auf dem Wege der phylogenetischen Entwickelung wahrscheinlich verloren haben. Dass nicht alle Species bei denen letzteres der Fall ist auch jene Metamorphose der Spermatien zeigen kann keinen Einwand begründen, denn Erscheinungen dieser Art wechseln ja immer von Species zu Species.

Die Annahme solch metamorpher Spermatien dürfte manche Erscheinungen verständlicher machen als sie bisher waren. Wie weit dieselbe auf kleinsporige Pycniden u. dgl. auszudehnen ist, wird von ferneren Einzeluntersuchungen abhängen und kann hier nicht weiter ins Detail verfolgt werden als der Leser durch Vergleichung der in obigen Darstellungen beschriebenen Beispiele jederzeit thun kann. Es mag jedoch noch kurz erwähnt werden, dass möglicherweise auch anscheinend fern liegende Fälle hierher gehören. An dem jungen Stroma der Xylarien, von Claviceps, Epichloe u. a. findet sich vor oder mit dem Erscheinen der Fruchtanfänge das oben wiederholt beschriebene Hymenium, welches kleine Zellchen abschnürt, die ihrer Structur, Entstehung und Grösse nach Sporen resp. Gonidien oder Spermatien sein könnten. Dass sie in allen genannten Species homolog sind, kann nicht bezweifelt werden. Sie wurden oben Gonidien genannt, weil sie bei Claviceps, Epichloe, den Xylarieen Poronia und Ustulina keimen; bei Xylaria keimen sie dagegen, soweit die Kenntnisse reichen, nicht, wie hier jetzt ergänzend hinzugefügt sein mag. Unter obigen Annahmen finden diese Erscheinungen ihre Erklärung. Sie können daher zur Unterstützung jener angeführt werden. Dass die Annahme damit nicht zur festen Thatsache wird versteht sich von selbst.

Endlich ist hier noch auf jene Dinge zurückzukommen, welche oben (S. 262) unter dem Namen zweifelhafte Spermatien zusammengefasst worden sind. Von vielen derselben kann nur das Wort zweifelhaft wiederholt werden, wir besitzen über sie nur kurze und zum Theil bestrittene Angaben. Ich beschränke mich daher auf die Fälle von Sordaria, Chaetomium, Sclerotinia, für welche wir durch Zopf und Brefeld ausführlicheres wissen. Nach Diesen stimmen besagte Organe ebensosehr durch ihre characteristische Entwickelung und Structur als durch ihre Keimunfähigkeit unter den angewendeten Bedingungen überein, und irgend eine andere Function als jene von Sporen kommt ihnen, soweit ermittelt werden konnte, auch nicht zu. Sie sind daher Organe, deren Function man nicht kennt, vielleicht functionslos, jedenfalls, da sie nicht sexuell oder sonst reproductiv fungiren, schwerlich von wichtigen Leistungen, denn ihre Menge und Grösse ist meist gering, und wenn es sich in Brefeld's Culturen von Sclerotinia tuberosa anders verhält, so ist zu beachten, dass in die-

sen der Pilz unter seiner regulären Anpassung ganz ungewöhnlichen Bedingungen wuchs. Mit Rücksicht auf die bekannten Thatsachen und die möglichen heranzuziehenden Analogien und Homologien stellt sich für die Beurtheilung dieser Körper die von Zopf hervorgehobene Alternative entweder functionslose (v. s. v.) Spermatien, oder keimungsunfähige Sporen, resp. Gonidien. Mit Rücksicht auf die Homologiefrage ist dies nicht einerlei. Keimungsunfähige Gonidien sind nun aber, nach allen Daten an die wir uns halten können, ein Ding zu dessen Annahme nur die äusserste Nothlage treiben kann. Und bei den Chaetomien, wo nach Zopf fast jede Mycelzelle zur keimfähigen Gemme oder Gonidie werden kann, und der Sclerotinia Fuckeliana mit ihren ausgiebig reproductiven characteristischen Gonidienträgern ist vollends kein Sinn darin zu finden, dass wohlausgebildete Apparate sich mit der Production tauber Gonidien ausschliesslich befassen. Setzt man dagegen die in Frage stehenden Körper Spermatien homolog, so lässt sich die ganze Erscheinung unter den vorhin erörterten Gesichtspunkten verstehen. Es wird nur ein Einwand dagegen von Brefeld [1]) vorgebracht, indem er auf die Schwierigkeit aufmerksam machte, sich bei »der Sordaria« das gleichzeitige Vorkommen von Spermatien mit oder ohne Function und von einem mit dem Archicarp in Verbindung tretenden Antheridienzweig zusammen zu reimen. »Die Sordaria« aber, bei welcher man letztgenannte Organe kennt, ist die von Gilkinet beschriebene S. oder Hypocopra fimicola, Spermatien werden bei ihr nicht angegeben. Jene Sordarien bei welchen man die fraglichen Spermatien gefunden hat, sind andere Arten, nämlich S. curvula, minuta u. a. [2]), und für diese ist in den vorhandenen Arbeiten nicht nachgewiesen, dass ihr Fruchtanfang jenem der fimicola gleich ist. Im Gegentheil wurde schon S. 254 angedeutet, dass innerhalb der Sordarien bezüglich der Fruchtanlegung nicht unerhebliche Differenzen vorzuliegen scheinen. Brefeld's Einwurf beruht somit auf einem Missverständniss und ist vorläufig wenigstens nicht berechtigt. Fällt er weg, so ist es wohl nicht mehr nöthig ausführlich zu erörtern, dass und wie die in Frage stehenden Fälle sich den übrigen oben erörterten mit muthmaasslich sexuell functionslosen Spermatien anschliessen.

Litteratur zu § 59—74.

Vittadini, Monogr. Tuberacearum. Mediolani 1831.

Tulasne, Fungi hypogaei. Paris 1851.

——, Selecta fungorum Carpologia. Vol. I—III. Paris.

——, Recherches sur l'organisation des Onygena. Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom. I (1844).

——, Note sur l'appareil reproducteur des Lichens et des Champignons. Ibid. 3. Sér. T. XV (1851). Compt. rend. T. XXXII, p. 470.

——, Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. Ann. sc. nat. 3. Sér. T. XVII.

——, Discomycètes. Ibid. 3. Sér. T. XX. p. 128.

——, Mém. sur l'Ergot des Glumacées. Ibid. p. 5.

——, Note sur l'appareil reprod. des Hypoxylées et des Pyrénomycètes. Ibid. 4. Sér. T. V. p. 108.

——, Nouvelles obs. sur les Erysiphés. Ibid. 4. Sér. I. 299. Bot. Zeitg. 1853 p. 257.

1) Schimmelpilze IV, p. 143.

2) Zopf, Chaetomium p. 237.

Tulasne, Note sur les Isaria et les Sphaeria entomogènes. Ibid. 4. Sér. T. VIII, 44.
——, De quelques Sphéries fongicoles. Ibid. Tom. XIII, p. 5. Vgl. auch Comptes rend. Tom. 41, p. 615 u. Tom. 50, p. 16.
——, Note sur les phénomènes de copulation d. l. Champignons. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. V, p. 216.
Currey, On the fructification of certain Spheriaceous fungi. Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 147 (1858).
de Bary, Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Leipzig 1863.
——, Eurotium, Erysiphe, Cicinnobolus, nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane d. Ascomyceten. Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze, III, Frankf. 1870. Vgl. auch Beitr. IV, p. 111 ff.
S. Schwendener, Ueber die Entwickelung der Apothecien von Coenogonium. Flora 1862, 224. Ueber die Apothecia primitus aperta u. d. Entwickelung der Apothecien im Allgemeinen. Ibid. 1864, p. 320.
Füisting, De nonnullis Apothecii Lichenum evolvendi rationibus. Diss. inaugur. Berol. 1865.
——, Zur Entwickelungsgesch. d. Pyrenomyceten. Bot. Zeitg. 1867, 1868.
——, Zur Entwickelungsgesch. d. Lichenen. Ibid. 1868.
Woronin, Entwickelungsgesch. d. Ascobolus pulcherrimus und einiger Pezizen. Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze II.
——, Sphaeria Lemaneae, Sordaria etc. Ibid. III.
Janczewski, Morphol. d. Ascobolus furfuraceus. Bot. Zeitg. 1871, 257.
J. Kühn, Mittheil. d. Landw. Instituts Halle I, (1863) (Claviceps).
O. Brefeld, Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze. II (Penicillium) IV.
Van Tieghem, Comptes rendus T. 81, 1875 (Chaetomium).
——, Nouvelles observations sur le développement du fruit etc. des Ascomycetes. Bull. Soc. Bot. de France. T. 23, 1876, p. 99. (Auch Bot. Zeitg. 1876, 165).
——, Sur le développement du fruit des Ascodesmis. Ibid. Tom. 23, p. 271, 1876.
——, Nouvelles obs. sur le développement du périthèce des Chaetomium. Ibid. T. 23, 1876.
——, Sur le développement de quelques Ascomycètes (Aspergillus). Ibid. T. 24. 1877.
Gilkinet, Recherches sur les Pyrénomycètes (Sordaria). Bull. Acad. Belg. 1874.
Baranetzki, Entw. d. Gymnoascus Reessii. Bot. Zeitg. 1872.
Eidam, Beitr. z. Kenntn. d. Gymnoasceen. Cohn's Beitr. z. Biol. III, 271.
——, Zur Kenntn. d. Entwickelung d. Ascomyceten. Ibid. p. 377.
——, Ueber Pycniden. Bot. Zeitg. 1877.
E. Stahl, Beitr. z. Entwickelungsgesch. d. Flechten. I. Leipzig 1877.
A. Borzi, Studii sulla sessualità degli Ascomicete. N. Giorn. Botan. Ital. Vol. X, 1878, p. 43.
Bainier, Bull. Soc. Bot. de France. T. 25 (1878).
C. Fisch, Zur Entwickelungsgesch. einiger Ascomyceten. Botan. Zeitg. 1882.
O. Kihlman, Zur Entwickelunsgesch. d. Ascomyceten (Pyronema, Melanospora). Acta Soc. Sc. Fennicae. T. XIII. Helsingfors 1883.
W. Zopf, Zur Entwickelungsgesch. d. Ascomyceten; Chaetomium. N. Act. Leopoldin. Vol. XLII. 1881.
——, Die Conidienfrüchte von Fumago. Ibid. Vol. XL. 1878.
Gibelli e Griffini, Sul polimorfismo della Pleospora herbarum. Archiv. del Laborat. di Bot. Crittogam. in Pavia I, p. 53 (1875).
H. Bauke, Zur Entwickelungsgesch. d. Ascomyceten. Bot. Zeitg. 1877, 313.
——, Beitr. z. Kenntn. d. Pycniden. N. Act. Leopold. Vol. XXXVIII (1876).
K. Wilhelm, Beitr. z. Kenntn. d. Pilzgattung Aspergillus. Diss. Berlin 1877.
O. Mattirolo, Sullo sviluppo e sullo sclerozio della Peziza Sclerotiorum Lib. N. Giorn. Botan. Ital. Vol. XIV, p. 2 (1882).
R. Pirotta, Sullo sviluppo della Peziza Fuckeliana etc. Ibid. Vol. XIII. (1881). p. 130.
G. Krabbe, Entwickelung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Zeitg. 1882. Nr. 5—8.

G. Krabbe, Morphol. u. Entwickelungsgesch. d. Cladoniaceen. Berichte d. D. Botan. Gesellsch. 1883.

Reinke u. Berthold, Die Zersetzung d. Kartoffel durch Pilze. Berlin 1879.

R. Wolff, Beitr. z. Kenntn. d. Schmarotzerpilze (Erysiphe). Thiel's Landw. Jahrh. 1872 (?).

M. Cornu, Reproduction des Ascomycètes. Ann. sc. nat. 6. Sér. T. III.

R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume p. 101 ff. (Hysterium).

——, Unters. aus d. Forstbotan. Institut zu München I (Rosellinia, Nectria).

W. Lauder Lindsay, Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. I, p. 101. (Spermogonien u. »Stylosporen« d. Flechten).

Gibelli, Sugli org. reprod. del gen. Verrucaria. Mem. Soc. ital. di Scienc. nat. Vol. I.

A. Millardet, Mém. Soc. d'hist nat. de Strasbourg. Vol. VI, 1868. (Myriangium, Naetrocymbe, Atichia).

Einzelnes ist ferner noch oben unter d. Text angegeben.

Im Uebrigen ist auf die beschreibende und phytopathologische Litteratur zu verweisen. Aus der die Lichenenpilze betreffenden sei Nylander's Synopsis, hervorgehoben, die weitere findet sich in lückenloser Vollständigkeit in v. Krempelhuber's Geschichte und Litteratur d. Lichenologie.

Zweifelhafte Ascomyceten.

§ 75. Einige kleine Pilzgruppen stimmen nach dem was man zur Zeit kennt mit den Ascomyceten am meisten, mit anderen Pilzen weniger überein, sie sind daher jenen anzuschliessen. Die einen, nämlich die Laboulbenien und die von Exoascus und Saccharomyces gebildete Gruppe besitzen Asci; entfernen sich aber nach Bau und Entwickelungsgang von typischen Ascomyceten soweit, dass man gegen die directe Vereinigung mit dieser Abtheilung Bedenken tragen kann. Andere erinnern gerade in dem was man vom Entwickelungsgang kennt, sehr an bestimmte typische Ascomyceten, haben aber bisher statt der ascusbildenden Sporenfrucht nur eigenthümliche keimfähige zellige Körperchen, »Bulbillen« finden lassen.

In letztere Kategorie gehören die neuerdings von Eidam beschriebenen Formen Helicosporangium parasiticum Karst. und Papulaspora aspergilliformis Eid. Sie mögen hier, mit Verweisung auf Eidam's Arbeit kurz erwähnt und fernerer Untersuchung empfohlen sein. Die Uebrigen seien nachstehend kurz besprochen.

Die Laboulbenieen wachsen der Mehrzahl nach auf der Körperoberfläche in oder nahe dem Wasser wohnender Käfer, einige jedoch auf anderen Insecten, wie besonders der osteuropäische, noch in Wien häufige Stigmatomyces Baeri Peyr. auf Stubenfliegen. Sie stehen auf der Oberfläche des Thiers wie kleine Borsten, vereinzelt oder, wie der Stigmatomyces oft einen dichten Pelz bildend. Jedes dieser borstenähnlichen Körperchen ist eine Pflanze für sich. Dieselbe erreicht bei der grössten bekannten Species, Laboulbenia Nebriae eine Gesammtlänge von etwa 1 mm; bei den meisten Arten nicht oder wenig über 0,5 mm. Die an ihnen beobachteten Erscheinungen gleichen am meisten den für Ascomyceten bekannten, sie werden daher nach diesen benannt. Das Pflänzchen (Fig. 120) sitzt dem Substrat auf mit einem fadenoder keulenförmigen Stiel, der meist aus 2 übereinander stehenden Zellen besteht, und dieser trägt auf seinem Scheitel ein Perithecium und einen, hier

kurz Appendix, Anhang (*a*) zu nennenden Körper. Das Perithecium hat schmal conische oder flaschenförmige bei manchen Formen schiefe Gestalt. Es besteht zur Zeit der Reife aus einer am Grunde zweischichtig-, an den Seiten einschichtig-wenigzelligen Wand mit enger apicaler Mündung und einer von dieser eng umschlossenen Gruppe vom Grunde aus aufrechter Asci. Die Zahl dieser und der Modus der Sporenbildung in ihnen sind nicht genau ermittelt; die Sporenzahl im Ascus wird auf 8 und 12 angegeben; die reifen Sporen sind spindelförmig, farblos, sie werden durch eine Querwand in zwei gleiche Zellen getheilt, also zusammengesetzt-zweizellig; sie treten aus der Perithicienmündung hinter einander einzeln aus, ohne Zweifel in Folge der Verquellung der Ascusmembranen. Der Appendix entspringt dicht neben dem Grunde des Peritheciums in Form eines gegliederten Haares oder Fadens, nach Species verschieden in Länge, Gliederzahl, Mangel oder Vorhandensein von Verzweigungen, welch' letztere bei manchen Arten sehr eigenthümliche Gestalt und Anordnung zeigen. Alle Zellen des reifen Pilzes, mit Ausnahme der Asci, Sporen und der Zweig-

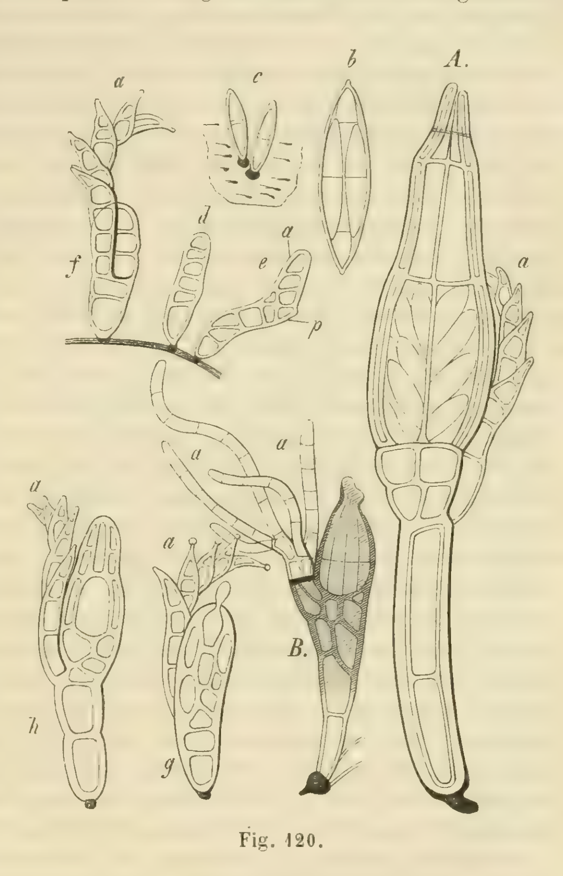


Fig. 120.

Fig. 120. *A*, *b*—*h* Stigmatomyces Baeri Peyritsch (St. Muscae Karsten). *A* (Vergr. 350). Reifes Exemplar, mit seinem schwarzen Haftfortsatz von der Fliegenhaut losgelöst, Oberfläche und optischer Längsschnitt gezeichnet; durch die Perithecienwand schimmern die Asci durch. *b* (Vergr. 450) isolirter Ascus mit reifen Sporen. *c*—*h* Entwickelung des Peritheciums und Appendix. *c*, *g*, *h* 350- die übrigen 450mal vergr. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *c* zwei auf dem Flügel der Stubenfliege fixirte Doppelsporen. *d*—*e* auf der senkrecht durchschnittenen Chitinhaut sitzende ältere Zustände, *p* Anfang des Peritheciums, *a* hier und überall der Appendix. *g* Aus dem Scheitel des Peritheciums die zarte (Trichogyn-?) Ausstülpung vortretend, auf den Zweigenden des Appendix die kleinen runden Anschwellungen. *h* nach vollendeter Anlegung des Peritheciums. — *B* Erwachsenes Exemplar der Laboulbenia flagellata Peyr. von der Flügeldecke von Bembidium lunatum. Von einem zweiten, demselben schwarzen Haftfortsatz ansitzenden Exemplar ist die Stielbasis angedeutet. Vergr. 125. — Alle Fig. nach Peyritsch.

enden des Appendix haben sehr dicke und intensiv, oft dunkelbraun gefärbte Membranen.

Ein Mycelium besitzen die Laboulbenieen nicht. Vielmehr fixirt sich die reife Doppelspore mit dem einen Ende auf der Chitinhaut des Thieres, indem sie in diese ein kurzes an seinem Ende manchmal knopfförmig verbreitertes und sammt seiner Chitinumgebung bald gebräuntes Spitzchen, als einziges Befestigungs- und Ernährungsorgan eintreibt. So befestigt richtet sie sich senkrecht zum Substrat und wächst nun zur fertigen Pflanze heran, unter entsprechenden successiven Zelltheilungen und Differenzirungen. Die Einzelheiten dieser sind aus beistehender Figur für den dargestellten Fall grossentheils ohne weiteres ersichtlich, mehrere wichtige Punkte derselben noch unklar. Mit Verweisung auf Peyritsch's Abhandlungen hebe ich hier nur folgendes hervor. Aus der mit Beziehung auf die Fixation oberen Zelle der Doppelspore erwächst der Appendix, dieser ist also ursprünglich terminal, seine Ausbildung eilt jener des Peritheciums voraus. Aus der unteren Zelle der Doppelspore bildet sich der Stiel und das Perithecium; letzteres sprosst unter der spätern Insertionsstelle des Appendix seitlich hervor und drängt diesen, indem es in die Breite wächst zur Seite. Seine Anlage ist bei ihrem ersten Vorsprossen einzellig; während des Wachsthums theilt sie sich successive quer in 3 einzellige Stockwerke, von denen dann, in acropetaler Folge, jedes durch Längstheilung in eine axile und mehrere Wandzellen zerfällt. Noch bevor die Längstheilung überhaupt begonnen (Lab. vulgaris) oder bevor sie die oberste Etagenzelle erreicht hat (Stigmatomyces) beobachtet man, dass diese letztere Zelle an ihrem Scheitel eine kurze, sehr zarthäutige oder anscheinend ganz membranlose Ausstülpung treibt, welche in späteren Entwickelungsstadien wieder verschwunden ist (Fig. 120 *g*, *h*). In demselben Entwickelungsstadium mit jener Ausstülpung an der Peritheciumanlage sieht man ferner auf dem Scheitel oder den Zweigspitzen des jungen Appendix kleine, zarte Anschwellungen, welche in älteren Stadien ebenfalls verschwunden sind. Nach Karsten sollen sich nun bei Stigmatomyces diese kleinen, hier runden Anschwellungen von ihren Trägern ablösen und der Ausstülpung der Perithecienanlage anhängen, wie Spermatien von Pilzen oder Florideen dem Trichogyn, worauf sich dann aus einer axilen Zelle die Sporen (resp. Asci) entwickeln. Dem entsprechend wären die in Rede stehenden Organe so gut wie sicher als sexuelle zu bezeichnen und ihre Homologien mit jenen von Ascomyceten evident genug. Nach Peyritsch's sorgfältiger Beobachtung ist aber jene angebliche Spermatienabschnürung thatsächlich nicht vorhanden, was man kennt beschränkt sich auf das oben hervorgehobene, und auf seinen Rettungsversuch für das Trichogyn, das ja durch Anlegung eines jungen Appendixzweiges befruchtet werden könnte, legt Peyritsch selbst wohl keinen grossen Werth. Ob die Asci aus einer oder mehreren initialen Zellen durch Theilung oder durch Sprossung hervorgehen ist noch nicht ganz klar. Nach diesen Daten wird diese merkwürdige kleine Gruppe derzeit am besten zweifelhaft neben den Ascomyceten stehen bleiben bis weitere Aufklärungen darüber vorliegen.

§ 76. Die Arten von Taphrina Fr. = Exoascus Fuckel (im Sinne Sadebeck's bei Winter, Pilze Bd. II) sind Schmarotzer, welche auf der Aussen-

fläche lebender, durch sie mehr oder minder deformirter Pflanzentheile zur Ausbildung kommen, z. B. Exoascus Pruni auf den zu den sogenannten Taschen anschwellenden jungen Früchten, seltener auch den Laubtrieben von Prunus-Arten, E. aureus auf Laub und Fruchtknoten von Pappeln und Espen, E. alnitorquus auf den deformirten Früchten und auf Blättern der Erlen u. s. w.

Der ausgebildete Pilz bildet im Wesentlichen eine einfache Schicht pallisadenartig neben einander stehender Asci, welche, die Cuticula durchbrechend, die Epidermis-Aussenfläche des befallenen Theiles bedeckt. Die Amygdaleen bewohnenden Formen, z. B. E. Pruni, deformans, entwickeln diese Schicht aus einem fadenförmigen Mycelium, welches zuerst in dem inneren Parenchym des Theiles verbreitet ist, und dessen Zweige dann von hier aus zwischen die Aussenwände der Epidermiszellen und die Cuticula vordringen. Hier breiten sie sich unter reichster Verästelung in der Richtung der Oberfläche aus, ihre Zweige zu einer einfachen Schichte an und zwischen einander schiebend und dieselben dann in isodiametrische Zellen theilend. Jede der letzteren schwillt blasig an, streckt sich dann, die Cuticula durchbrechend, senkrecht zum Substrat zu Keulenform und theilt sich endlich durch eine Querwand in eine untere, dem Substrat aufsitzende kurze Stielzelle und eine obere, den keulenförmigen Ascus. Der Zusammenhang der so entstandenen Ascusschichte mit dem intramatricalen Mycelium bleibt auch zur Reifezeit erkennbar.

Andere Arten, z. B. E. alnitorquus, aureus breiten nach Sadebeck's und zum Theil auch nach Magnus' früheren Untersuchungen ihr Mycelium nur zwischen Cuticula und Epidermismembran aus. Bei der ferneren Entwickelung werden dann die ganzen Hyphen in ascusbildende Glieder aufgetheilt, welche sich weiterhin wie bei E. Pruni verhalten; zur Reifezeit sind daher nur Asci vorhanden, die entweder wie dort je von einer Stielzelle getragen werden (E. alnitorquus) oder dieser ermangeln (E. aureus). Zumal in letzterem Falle und bei letztgenannter Species wächst jeder Ascus, während sein äusseres Ende die Cuticula durchbricht, an seinem inneren Ende zu einem schmal conischen Fortsatz aus, welcher sich tief zwischen die Seitenwände der Epidermiszellen einkeilt. — Eine dritte Reihe von Formen, welche Sadebeck's E. epiphyllus (auf Alnus incana) und E. Ulmi repräsentiren, verbreitet ihre Hyphen ebenfalls zwischen Cuticula und Epidermiszellwand, bildet aber nur einen Theil ihrer Zellen zu Ascis aus, während ein anderer Theil steril bleibt; die Asci stehen daher hier minder dicht.

Der Bau der Asci, die Bildung der Sporen in ihnen und die Ejaculation derselben durch Spritzmechanismus sind, soweit untersucht, wesentlich dieselben wie bei anderen, gleichnamigen Organen. Die Zahl der simultan gebildeten Ascosporen ist bei E. Pruni auch gewöhnlich je acht; von anderen Ziffern wird nachher noch die Rede sein. Alle Sporen sind einfache ellipsoide Zellchen mit zarter farbloser Membran.

Die nach der Reife sofort ejaculirte Spore von E. Pruni keimt in Wasser oder Nährlösung sofort in exquisiter, durch zahlreiche Ordnungen wiederholter Sprosspilzform. Die Sprosse erster Ordnungen sind der Mutterspore an Gestalt und Grösse ziemlich gleich, die der höheren oft viel kleiner. Werden die reifen Sporen im Ascus zurückgehalten, so erfolgt oft schon hier Sprosskeimung

und der Ascus wird von unzähligen Sprossungen verschiedener Ordnung und Grösse erfüllt, welche sich leicht von einander trennen und bei Oeffnung des Ascus als einzelne »Sporen« frei werden.

Die anderen Species zeigen sehr ähnliches Verhalten der Sporen bei der Keimung. Bei einer Anzahl derselben, z. B. den Pappeln und Erlen bewohnenden wird in dem reifen Ascus meist eine sehr grosse Anzahl kleiner, sprossender Sporen gefunden. Nach Sadebeck's Angabe entstehen diese immer als Sprossungen aus acht primären Ascosporen; nach meinen alten, von Brefeld neuestens wiederholten Untersuchungen bei E. Populi sogar aus weniger als acht; Brefeld gibt meist vier an, ich erinnere mich, auch nur zwei und drei gesehen zu haben. — Austreibung kurzer, bald Sprosszellen abgliedernder Keimschläuche wurde gelegentlich, z. B. bei E. alnitorquus beobachtet.

Sadebeck hat beobachtet, dass die Keimproducte der Sporen von E. alnitorquus und E. bullatus in junge Blätter von Alnus glutinosa resp. Pirus communis eindringen und sich hier direct zu den ascusbildenden Hyphen entwickeln. Der Modus des Eindringens wird nicht näher angegeben. Es kann nach dieser Beobachtung für die übrigen Arten ein ähnliches Verhalten angenommen werden, mit dem Hinzufügen, dass das Mycelium wenigstens bei manchen Arten in der befallenen Pflanze lange vegetirt und ausdauert. Es ist z. B. in der Rinde der Prunuszweige früh im Frühling schon vorhanden und wächst von dort in die jungen Triebe und Früchte hinein; und bei der den Kirschbaum bewohnenden Form des E. deformans kann es jahrelang in der Rinde der Zweige perenniren, diese zu »Hexenbesen« verunstalten und alljährlich zur Ascusbildung in das ebenfalls verunstaltete Laub Zweige senden.

Nahe zu Exoascus ist vorläufig eine derzeit zweifelhafte Pilzform zu stellen, welche Reess Endomyces decipiens genannt hat. Sie wächst in alten Lamellen von Agaricus melleus und besteht aus septirten, an den Querwänden oft eingeschnürten Hyphen, an denen, als traubig geordnete Seitenzweiglein ovale kleine Asci entstehen. In einem Ascus werden vier halbkugelige Sporen gebildet, die nach der Reife, durch Auflösung der Ascuswand befreit, in Wasser Keimschläuche treiben. Mehr ist von dieser Form nicht bekannt; auf die Controversen in ihrer Beurtheilung hat § 93 zurückzukommen.

§ 77. Die Haupt-Repräsentanten der Saccharomyces-Formen sind die Pilze der Alkoholgährungshefe, welche bekannt sind als S. Cerevisiae, S. ellipsoideus, S. Pastorianus u. a., Namen, welche, nach E. Hansen's neuen Untersuchungen, Formengruppen bezeichnen, die voraussichtlich anders eingetheilt werden müssen; — ferner die Kahmpilze, S. Mycoderma Reess und wohl auch Chalara Mycoderma Cienkowsky; der Pilz des Soor, S. albicans Reess. Der letztere wächst als Parasit auf der Schleimhaut der menschlichen Digestionsorgane, gedeiht aber auch in zuckerhaltigen Flüssigkeiten als schwacher Gährungserreger. Die übrigen finden sich in Menge in oder auf den gährenden und gegohrenen Flüssigkeiten. S. Cerevisiae wird der Bierwürze absichtlich zugesetzt und zu diesem Zwecke im Grossen gezüchtet. Andere Formen und wohl auch der S. Cerevisiae selbst stellen sich in dem Moste spontan ein. Die Wohnorte, von denen aus sie in denselben gelangen, sind zunächst die Ober-

flächen der Most liefernden saftigen Früchte. Sie gelangen auf diese von der Oberfläche anderer Körper, mit dem Staube (vgl. unten, § 100).

Die meisten dieser Pilze vegetiren, soweit man sie kennt, nur in der Sprosspilzform (Fig. 121). Nur bei dem schleimhautbewohnenden S. albicans, bei S. Mycoderma und Cienkowski's Chalara sind auch zusammenhängende, ästige, langgliedrige Hyphen vorhanden, welche nach Cienkowski's Beobachtungen an S. Mycoderma aus Sprosszellen direct erwachsen, ihrerseits Sprosszellen seitlich abschnüren, und schliesslich der Quere nach in kurze Glieder zerfallen, welche wiederum reine Sprossvegetation zeigen. Andere Arten, zumal Reess' S. Pastorianus nähern sich dieser Wachsthumsform wenigstens in sofern, als sie oft reihenweise verbundene gestreckte Sprosszellen und von diesen seitlich abgeschnürte kurze unterscheiden lassen. Im übrigen wechselt die Gestalt der einzelnen Sprosse im allgemeinen zwischen der kugeligen und gestreckt cylindrischen, für jede Species innerhalb bestimmter Grenzen und Regeln. — Im Inneren der gährenden Flüssigkeiten findet meist sofortige Trennung der successiven Sprosszellen von einander statt; grössere zusammenhängende Sprossverbände sind bei Vegetation an ruhigen Oberflächen, zumal Objectträgerculturen zu beobachten, übrigens wiederum nach Species in verschiedener Ausdehnung. Bei massenhafter Entwickelung sind die Zellen von S. Cerevisiae öfters zu grösseren Klumpen ordnungslos verklebt, anscheinend mittelst schleimiger Membran-Aussenschichten (vgl. S. 10). Der Bau der Sprosszellen ist im Uebrigen der von vegetativen Pilzzellen mit relativ dünner, farbloser Membran.

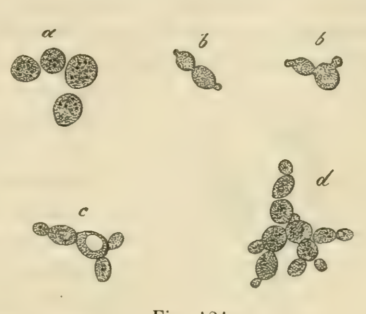


Fig. 121.

In der Sprosspilzform sind die Saccharomyceten bei ausreichender Ernährung, man kann sagen unbegrenzt wachthums- und vermehrungsfähig. Beleg hierfür sind die Hunderte von Centnern Bierhefe, welche jahraus jahrein producirt werden und aus den Sprossen des S. Cerevisiae bestehen. Eine Anzahl bekannter Species bildet ausserdem unter bestimmten Bedingungen S p o r e n in A s c i s; eine Erscheinung, welche 1868 von de Seynes bei S. Mycoderma entdeckt, nachher besonders durch Reess genauer verfolgt wurde und mit Sicherheit jetzt von S. Mycoderma, und den als S. Cerevisiae, ellipsoideus, Pastorianus zusammengefassten Formen, bekannt ist. Sie tritt am leichtesten und häufigsten ein bei dem S. ellipsoideus der Weinhefe; bei S. Cerevisiae haben sie Reess, Hansen u. A. studirt; doch ist diese cultivirte Form oft schwer zur Sporenbildung zu bringen. Die Sporenbildung tritt ein, wenn gut ernährten Exemplaren — möglichst geschützt von der Invasion anderer Pilze und Schizomyceten — unter Gegenwart von Wasser und sauerstoffhaltiger Luft, bei ge-

Fig. 121. Saccharomyces Cerevisiae, 390mal vergr. *a* Zellen vor der Sprossung. *b*—*d* Sprossungen in gährender Zuckerlösung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben.

eigneter Temperatur, die Nahrungszufuhr entzogen oder auf ein Minimum beschränkt wird; wenn man also z. B. Hefe auf feuchten Flächen (saftigen Pflanzentheilen, Gypsplatten, auch auf dem Objectträger) in dünner Schicht ausbreitet oder in wenigem destillirten Wasser hält. Anfangs entstehen in solchen Culturen neue Sprosszellen, auf Kosten alter, welche erschöpft werden und zum Theil absterben können. Dann findet in beliebigen, weder ihrer Entstehung, noch ihrer Gestalt, noch irgendwie ausgezeichneten Zellen die Sporenbildung statt — manchmal nur in wenigen, vereinzelten, andere Male in allen oder den meisten Gliedern eines Sprossverbandes. In einer Zelle entstehen je nach ihrer Grösse zwei oder vier, oder auch drei, seltener mehr als vier Sporen. Die beobachteten Stadien der Sporenbildung entsprechen den für Asci bekannten Vorgängen (vgl. § 19). Die jungen Sporen erscheinen simultan, zu einer Gruppe vereinigt, als zartumschriebene, runde, homogene protoplasmatische Körper, innerhalb des Protoplasma der Mutterzelle; insbesondere bleibt in dieser die wandständige Protoplasmaschicht zunächst ringsum vollständig erhalten (Fig. 122). Die Sporen bilden bald eine, wenn auch zart bleibende Membran und nehmen unter mehr oder minder vollständigem Schwinden des Protoplasmas an Volumen zu. Mit Vollendung ihres Wachsthums füllen sie den Innenraum ihrer Mutterzelle miteinander höchstens eben vollständig, gewöhnlich nur unvollständig aus; im Falle der Vierzahl, je nach der Gestalt der Mutterzelle tetraedrisch, kugelquadrantisch oder in eine Reihe geordnet. Sie sind hiermit in den Reifezustand getreten. An älteren Exemplaren ist die Mutterzellmembran oft collabirt und undeutlich; bei S. Mycoderma zerreisst sie nach Cienkowski's Angabe und die Sporen treten aus. Die reifen Sporen sind, sobald sie in Nährflüssigkeit kommen, der Keimung fähig, und diese besteht darin, dass die Spore, unter Vacuolenbildung, leicht anschwillt und dann sofort die für die Species characteristische Sprosspilzvegetation beginnt, die Membran der Mutterzelle mit Austreibung der ersten Sprossungen sprengend.



Fig. 122.

Nach E. Hansen finden sich bei den von ihm untersuchten Formen auch Sprosszellen durch derbe, ebene Scheidewände in 2—4 Tochterzellen getheilt, welch' letztere gleich den ascogenen Sporen keimen. Die Entstehung dieser Scheidewände wurde nicht beobachtet. Auf Grund der Abbildungen darf wohl die Vermuthung einstweilen ausgesprochen werden, dass die in Rede stehenden Bildungen nichts anderes sind als Asci mit nach der Reife stark collabirter Wand und dicht an einander gedrängten Sporen.

Die vorstehende kurze Darstellung der Sporenbildung der Saccharomyceten ist nach Reess' früheren Angaben und einer neuerdings vorgenommenen Revision derselben an S. ellipsoideus dargestellt. Sie ist nach dem Mitgetheilten ein unzweifelhafter Fall partieller

Fig. 122. Saccharomyces ellipsoideus R. (Weinhefe). Sporenbildung in Sprosszellen, welche aus vergohrenem Most genommen, 36 Stunden in destillirtem Wasser auf Objectträger ausgebreitet waren. Die Sporen sind noch nicht völlig erwachsen. Vergr. ohngefähr 600.

Theilung oder freier Zellbildung (vgl. S. 64), bei welchem die beobachteten Thatsachen vollständig den von der Sporenbildung in kleineren Ascis (Exoascus, Eurotium) bekannten entsprechen. Die Bezeichnung Asci ist hiernach gewählt, resp. beibehalten worden. Allerdings bestehen über den in Rede stehenden Process Meinungsverschiedenheiten. Cienkowski vermuthet, dass bei S. Mycoderma der ganze Protoplasmakörper der Mutterzelle in die Sporen aufgetheilt werde und Brefeld spricht sich für andere Formen (»Weinhefe«) in gleichem Sinne aus, insofern als er den Sporenbildungsprocess von Saccharomyces mit jenem von Mucor für gleich erachtet; — freilich auch letzteren als einen Fall partieller Theilung ansehend. Für die von Reess und mir untersuchten Saccharomyceten trifft jene Annahme nicht zu. Das Fortbestehen des protoplasmatischen Wandbelegs nach Anlegung der Sporen gibt hier den Ausschlag, auch gegenwärtig noch, wo ja allerdings der Gegensatz zwischen »freier Zellbildung« und (totaler) Theilung weniger scharf ist als früher. Die Sporenbildung in den Mucor-Sporangien geschieht anders als bei Saccharomyces (vgl. S. 79). Eine von den übrigen ganz abweichende Anschauung endlich hat van Tieghem [1]) vorgetragen. Nach derselben entstehen die Saccharomyces-Sporen auch durch Theilung des ganzen Protoplasma, aber als pathologische Bildungen, hervorgerufen durch die Angriffe von Bacterien; — ein durch das Verhalten von Mucorsporen gegen letztere hervorgerufener Einfall, welchen die Beobachtung einer guten bacterienfreien Objectträger-Cultur in reinem destillirtem Wasser leicht widerlegt, und welcher auch von seinem Autor neuerdings (Traité de bot.) aufgegeben worden zu sein scheint.

§ 78. Nach den mitgetheilten Entwickelungsgeschichten kann zunächst nicht zweifelhaft sein, dass die ascusbildenden Saccharomyceten sich in ihrem morphologischen Verhalten den Exoascis unmittelbarst anschliessen. Die Formunterschiede zwischen ihnen und denjenigen Exoascen, deren Hyphen in Asci aufgetheilt werden, würden selbst die Vereinigung beider in eine Gattung zulassen. Beide Genera stellen sonach mit einander eine natürliche Gruppe dar, welche hier die Exoascusgruppe heissen möge.

Fragt man weiter nach dem Anschluss dieser Gruppe an andere Pilze, so können für die Entscheidung hierüber nur morphologische Argumente in Betracht kommen. In dem einfachen vegetativen Aufbau ist von solchen nichts ausschlaggebendes zu finden; speciell kann die Neigung zu, oder bei Saccharomyces das Vegetiren in der Sprosspilzform nichts entscheiden, denn diese Erscheinung kommt bei den heterogensten Pilzgruppen vor, wie in früheren Paragraphen schon angegeben und nacher noch zu erörtern ist. In der Ascusbildung aber hat unsere Gruppe eine Eigenthümlichkeit, welche sie nur mit den Ascomyceten theilt, wenn man von dem doch sehr viel ferner liegenden Protomyces (vgl. S. 185) absieht, und dieses muss für den Anschluss an die Ascomyceten derzeit den Ausschlag geben. Brefeld's früher (1876) ausgesprochene Meinung, nach welcher Saccharomyces den Mucorinen sich anschliesst, ist hinfällig geworden mit dem Nachweis, dass das dafür entscheidende Argument, der gleiche Modus der Sporenbildung, nicht zutrifft.

Besagter Anschluss an die Ascomyceten beruht lediglich auf den hervorgehobenen Aehnlichkeiten. Ob dieselben Ausdruck einer natürlichen, phylogenetisch begründeten Verwandtschaft sind, bleibt zunächst unentschieden. Die Annahme, dass dem so sei, wird aber doch sehr nahe gelegt durch die grosse Uebereinstimmung der Hymenien höher differenzirter Exoasci mit jenen typischer Ascomyceten. Bedenken gegen dieselbe liegen in dem gänzlichen

1) Ann. sc. nat. 6. Sér. IV, p. 9.

Mangel von Archicarp, Ascogon, Differenzirung von Ascus- und Hüllapparat. Immerhin lernten wir aber auch innerhalb der Ascomycetengruppe Abstufungen in der Differenzirung dieser Organe kennen, so dass eine extreme Vereinfachung denkbar, Auffindung weiterer vermittelnder Formen vielleicht zu erwarten ist.

Nimmt man, vorbehaltlich des strengeren Nachweises, einen phylogenetischen Zusammenhang der Exoascusgruppe mit den Ascomyceten an, so bleibt zweierlei denkbar. Entweder stellt erstere einfache, die Saccharomyceten die einfachsten Anfangsglieder der Ascomycetenreihe dar, diese entwickelt sich progressiv von ihnen aus; oder sie sind höchst reducirte (S. 136) Ascomyceten mit tief unterbrochener, erst mit dem Auftreten der Asci restituirter Homologie. Wenn die oben dargelegte verwandtschaftliche und phylogenetische Beziehung der Ascomyceten zu Phycomyceten richtig ist, bleibt die letztere Annahme allein zulässig. Sie ist daher, mit der hervorgehobenen Reserve, festzuhalten, so lange jene aus den bekannten Thatsachen ungezwungen hervorgehenden Beziehungen nicht durch neue Thatsachen beseitigt sind.

Die meisten der in Vorstehendem behandelten Saccharomyces-Formen sind die thatsächlich häufigsten und praktisch wichtigsten Erreger der Alkoholgährungen; sie bilden die Gährung hervorrufende Hefe und werden hiernach vorzugsweise Hefepilze genannt. Manche derselben, wie die Formen der Bierhefe, werden der Flüssigkeit, welche gähren soll, absichtlich zugesetzt; in den freiwillig gährenden Fruchtsäften erscheinen sie ohne künstliche Nachhülfe. Letztere Erscheinung führte ältere Beobachter zu der — auch später von Zeit zu Zeit auftauchenden — Meinung, die Hefepilze entständen elternlos, aus dem in den Fruchtsäften enthaltenen organisationsfähigen Stoffmaterial. Karsten lässt sie seit 1848 [1]) aus organisirten »Bläschen« entstehen, welche normale Theile beliebiger lebender Pflanzenzellen waren und nach dem Tode dieser selbständig weiter vegetiren. Anschauungen dieser Art sind jedoch seit Jahrzehnten widerlegt. Man weiss jetzt, dass die Hefepilze als Entwickelungsglieder regulärer Pilz-Species von Eltern abstammen und dass, worauf in einem späteren Capitel zurückzukommen sein wird, ihre Keime von aussen in die gährungsfähigen Flüssigkeiten gelangen. Unter den Anhängern dieser Anschauung aber bestand über die systematische oder morphologische Zugehörigkeit dessen, was man Hefepilze nannte, eine lebhafte Controverse, zumal so lange man die Asci von Saccharomyces nicht kannte, d. h. bis 1868 und 1870 (de Seynes, Reess). Die Einen betrachteten sie als selbständige Repräsentanten eigener, immer in der Sprosspilzform auftretender Species (Schwann, Pasteur, Ref.). Die Anderen dagegen sahen sie als besondere, in geeigneten Flüssigkeiten entstehende Formen von Pilzspecies an, welche ausserhalb dieser Flüssigkeiten in anderer, speciell in Hyphomycetenform auftreten; die Natur des Mediums bestimme die characteristische Sprosspilform und Hefewirkung, diese könnten durch Aenderung des Mediums wiederum in die andere, z. B. Hyphomycetenform zurückgeführt werden. Als zu solcher Transmutation fähig werden entweder bestimmte einzelne Species bezeichnet, zumal gemeine Schimmelpilze wie Mucor spec., Sclerotinia Fuckeliana (Botrytis cinerea) (Bail), Penicillium (Berkeley); oder aber es wird besagte Fähigkeit für sehr vielerlei Pilze angenommen, unter welchen allerdings wiederum allgemein verbreitete Arten, wie die genannten, obenan stehen (H. Hoffmann).

Fortgesetzte Untersuchungen haben die Gründe dieser Meinungsverschiedenheit kennen gelehrt. Sie haben gezeigt, dass die älteren Beobachter nicht nur häufig in unreinen Culturen, in welchen nicht gehörig unterschiedene differente Formen gemengt waren, unklare Resultate erhielten, sondern dass auch insofern Unklarheit bestand, als man schlechthin jede Sprosspilzform für einen Gährungserreger oder »Hefepilz« halten zu müssen glaubte, und umgekehrt jede Alkoholgährung als verursacht durch die Vegetation

1) Bot. Zeitg. 1848, p. 457.

eines Saccharomyces-ähnlichen Sprosspilzes. Man weiss jetzt, dass sich das nicht so verhält. Es gibt vielmehr erstens viele Pilzspecies, welche entweder ausschliesslich oder in bestimmten Verhältnissen oder Entwickelungsstadien als Sprosspilze vegetiren. Dahin gehören vor allen die ascusbildenden Saccharomyces-Arten selbst. Ihnen schliessen sich dann Formen an, welche sich in ihrem vegetativen Aufbau ganz ähnlich verhalten, von welchen aber Asci und distincte Sporen nicht, vielleicht noch nicht bekannt sind. Sie werden gewöhnlich, und vorläufig mit Recht, der Gattung Saccharomyces einfach zugerechnet; ob sie ihr wirklich angehören, bleibt abzuwarten. Solche Formen sind der von E. Hansen so ausführlich untersuchte S. apiculatus, und die neuerdings von E. Hansen bearbeiteten »Pasteur'schen Torulae«. Ferner ist hier zu erinnern an Exoascus, an die oben, S. 124, für Sprosspilzkeimung erwähnten Beispiele, an Mucorinen (vgl. S. 168), denen Brefeld neuestens weitere Fälle von Ustilagineen (vgl. S. 193), Tremellinen, Exobasidium hinzugefügt hat (vgl. § 92). Ferner ist nach Zopf's Beobachtungen noch Fumago zu nennen (vgl. S. 271) und eine aller Wahrscheinlichkeit nach in die nähere Verwandtschaft von Fumago oder Pleospora gehörende, derzeit unvollständig bekannte Form, welche ich früher als Dematium pullulans beschrieben habe. Dieselbe ist sehr häufig auf der Oberfläche von Pflanzen und hat hierdurch und durch die oft grosse Aehnlichkeit ihrer Sprosszellen mit Saccharomyces-Arten früheren, nicht ganz scharf unterscheidenden Beobachtern sicherlich oft Anlass zu Verwechselungen gegeben. Es ist wahrscheinlich, dass eine solche auch der Angabe Pasteur's zum Grunde liegt, nach welcher auf den saftigen Früchten befindliche braunhäutige Zellen die Ruhezustände gährungserregender Saccharomycesformen seien. Es wird daher zweckmässig sein, meine alte, von Löw bestätigte Beschreibung hier zu wiederholen (vgl. Fig. 123).

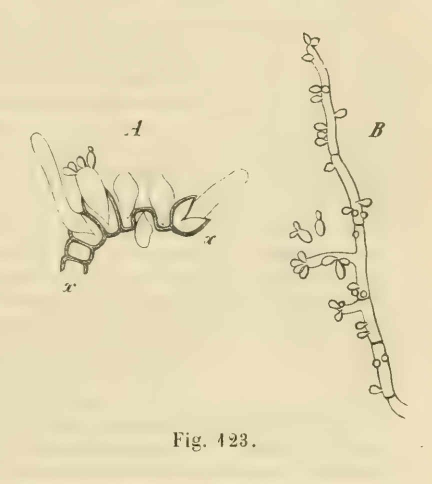


Fig. 123.

In Zuckerlösung, auch in Wasser, sprossen aus den farblosen, ästigen und septirten Myceliumfäden des Dematium ovale Zellchen in Menge hervor, theils auf den Enden kurzer Zweige, theils an den Seiten. Sie schnüren sich ab und vermehren sich genau wie Saccharomyceszellen. Zuletzt, wohl nach Verbrauch des vorhandenen Nahrungsmaterials, theilen sich die Myceliumfäden durch Querwände in Glieder, welche so lang als breit sind, zu rundlicher Form anschwellen, eine dicke zweischichtige, braune Membran erhalten und im Inneren Oeltröpfchen aussondern. Die frei liegenden Sprosszellen zeigen unter den gleichen Bedingungen die gleichen Veränderungen. Wiederum in geeignete Flüssigkeit gebracht, treibt jede einzelne braunhäutige Zelle, auch nach langem Ruhezustande, einen Keimschlauch, der sofort, oder nachdem er wiederum zu einem verzweigten Faden ausgewachsen ist, die Abschnürung von neuem beginnt. Die Sprosszellen des Dematium erreichen bedeutende Grösse und nehmen dann cylindrisch-längliche Form an; oft wachsen sie selbst zu langen septirten Hyphen aus. Viele bleiben jedoch kleiner, und solche sammt ihren secundären Sprossen sehen Saccharomyces täuschend ähnlich.

Gleich dem Dematium bilden die übrigen genannten Pilze, ausser den zu Saccharomyces gestellten, unter geeigneten Bedingungen Hyphen, was nach den angeführten Namen keiner weitern Ausführung bedarf.

Von diesen Sprosspilzformen sind nun zweitens die der einen Species zugehörigen Alkoholgährungserreger, andere nicht. Selbst in der Gattung Saccharomyces kommt bei-

Fig. 123. Dematium pullulans. *A*. *x x* Stück einer Reihe braunhäutiger Zellen, in Zuckerlösung Schläuche und zum Theil Sprossungen treibend. Vergr. 390. *B* Stück eines mit Sprosszellen bedeckten, in Zuckerlösung vegetirenden Fadens. Vergr. gegen 200.

des vor; S. Mycoderma, der Kahmpilz gehört meist in die zweite, die übrigen ascusbildenden Formen in die erste Kategorie; von den nach derzeitiger Kenntniss nicht ascusbildenden Arten S. apiculatus in die erste, S. glutinis Cohn[1]) in die zweite. Mucor racemosus ist, wenn es in Sprossform wächst, Gährungserreger. E. Hansen hat neuestens (Bot. Centralblatt 1884) zwei noch nicht näher bestimmte Formen studirt, welche, Saccharomyces ähnlich gestaltet, kräftige Gährungspilze sind und von einem Hyphenmycelium abstammen. Die meisten der übrigen genannten Sprosspilzformen bewirken keine oder höchstens spurweise Alkoholgährung. Ersteres gilt z. B. von den Saccharomyces sehr ähnlichen Sprossen von Exoascus Pruni, Dematium, Fumago und kann auf Grund des Mangels gegentheiliger Angaben jedenfalls für die meisten übrigen ausgesagt werden. Bei Exoascus alnitorquus fand Sadebeck Spuren von Alkoholbildung.

Drittens endlich ist die Alkoholgährung nicht an die Sprossform gebunden; manche Arten können dieselbe auch in der Hyphenform erregen. Beispiele dafür sind Mucor racemosus und, nach Pasteur[2]) auch Eurotium Aspergillus glaucus.

Berücksichtigt man, dass alle diese Dinge ursprünglich nicht aus einander gehalten, und dass zudem, wie schon angeführt, oft genug wirklich differente Species mit einander vermengt wurden, so erklären sich jene langwierigen Controversen und es braucht hier auf ihre ausführliche Geschichte und Kritik nicht eingegangen zu werden, welche im Uebrigen zu finden sind in den S. 137 citirten Schriften und in den Saccharomyces und Hefe betreffenden, unten citirten Arbeiten von Reess, E. Hansen, Pasteur, sowie in der ersten Auflage dieses Buches. Man wird auch heutigen Tages noch zu sehr differenten Sätzen kommen, je nachdem man unter dem Namen Hefepilze entweder die Sprossform, oder den Gährungserreger oder speciell Saccharomyces versteht. Die Controversen laufen aber dann auf leeren Wortstreit hinaus. Hiernach beurtheilt sich auch einfach die Confusion, welche Brefeld neuerdings in die Geschichte der »Hefepilze« zu bringen sich bemüht hat. Er hat den dankenswerthen Nachweis geliefert, dass die Sprossform in weiterer Verbreitung, als früher bekannt war, vorkommt, dann aber wiederum alle Sprossformen unter dem Namen Hefe durch einander gemengt. Da ferner manche Sprossformen, z. B. die von Exoascus, nach ihrer Stellung im Entwickelungsgang zweckmässig als Sporen, resp. Gonidien hyphenbildender Pilze bezeichnet werden können, so überträgt er weiterhin diese Bezeichnung unter dem Namen »Conidienfructification« auf alle seine Hefepilze, d. h. Sprossformen. Er übersieht oder misskennt dabei die für Saccharomyces derzeit bekannten Thatsachen, welche oben dargestellt wurden, und so lange nicht neue an ihre Stelle gesetzt werden, festzuhalten sind.

Litteratur:

1. Papulaspora u. Helicosporangium:

Eidam, in Cohn's Beitr. III, p. 411 ff. Taf. 13.

2. Laboulbenieen:

J. Peyritsch, über die Laboulbeniaceen etc. in d. Sitzungsberichten der Wiener Academie, Band 64, 1. Abth. (1871), Bd. 68, 1. Abth. (1873) u. Bd. 72, 3. Abth. (1875). Daselbst auch ausführliche Angaben über die Litteratur. Ch. Robin (Végét. parasites, 1853) hat Laboulbenien zuerst unterschieden. Die erste ausführlichere Beschreibung (Stigmatomyces) gab Karsten, Chemismus d. Pflanzenzelle, 1869.

3. Exoascus:

M. J. Berkeley, Introduct. to Crypt. Botany, p. 284.

L. Fuckel, Enumeratio fungorum Nassoviae. Wiesbaden 1861, p. 29.

de Bary, Exoascus Pruni. Beitr. I, p. 33.

---

1) So sei eine auf Cohn's (Beitr. I, p. 187) Beschreibung passende, auf gekochten Kartoffeln wachsende rosa Form genannt.

2) Etudes sur la bière p. 100.

L. R. Tulasne, Super Friesiano Taphrinarum genere. Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. V, p. 122.
Reess, Botan. Unters. über d. Alkoholgährungspilze, Leipzig 1870, p. 77.
——, (Kutsomitopulos), Z. Kenntn. d. Exoascus d. Kirschbäume. Sitzgsber. d. Phys. Med. Gesellschaft zu Erlangen. 11. Decbr. 1882. Dort noch einige Litteraturnotizen.
P. Magnus, in Hedwigia 1874, p. 135 u. 1875, p. 97 (mit Abbildung.)
N. Sorokin, Quelques mots sur l'Ascomyces polysporus. Ann. sc. nat. 6. Sér. IV (1876).
E. Rathay, Ueber d. Hexenbesen d. Kirschbäume. Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 83, 1. Abth. März 1881.
Sadebeck, in Verhandl. d. Ges. f. Botanik zu Hamburg, Bd. I, (1881).
——, Tageblatt d. 55. Vers. D. Naturf. zu Eisenach (vgl. auch Bot. Centralblatt 1882, Bd. XII, p. 179).
——, in Winter, Pilze v. Deutschl. etc. Bd. I, 2. Abth. p. 3.

4. Saccharomyces, »Hefepilze« u. Verw.

L. Pasteur, Mémoire sur la fermentation alcoolique. Ann. Chim. et Phys. Tome LVIII (1860).
——, Etudes sur la bière. Paris 1876.
M. Reess, Botan. Unters. über d. Alkoholgährungspilze. Leipzig 1870. Hier Aufzählung der älteren Litteratur.
——, Ueber den Soorpilz. Sitzgsber. d. Phys. Med. Ges. zu Erlangen 9. Juli 1877 und 14. Januar 1878.
Engel, Les ferments alcooliques. 1872.
L. Cienkowski, Die Pilze der Kahmhaut. Mélanges Biol. Acad. St. Petersbourg. T. VIII, p. 566.
O. Brefeld, Mucor racemosus u. Hefe, in Flora 1873.
——, Ueber Gährung. Thiel's Landwirthsch. Jahrb. 1875, 1876.
——, Botanische Unters. über Hefepilze. Leipzig 1883.
Emil C. Hansen, Oidium lactis, Saccharomyces colorés en rouge etc. Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, Bd. I, p. 235, Résumé p. 75.
——, Unters. über d. Physiolog. u. Morpholog. d. Alkoholfermente. Ibid. p. 293 resp. 159. (Sacch. apiculatus).
——, Unters. über d. Organismen welche sich zu verschiedenen Jahreszeiten in d. Luft finden etc. Ibid. p. 381 resp. 198.
——, Unters. über d. Physiolog. u. Morphol. d. Alkoholgährungspilze. II. Ibid. Band II, p. 30 resp. 13.
——, Bemerkgen. über Hefepilze. Allg. Zeitschr. f. Bierbrauerei u. Malzfabrication 1883, p. 871. Vgl. auch Bot. Centralbl. Bd. XVII, Nr. 6 (1884).
E. Löw, Ueber Dematium pullulans. In Pringsheim's Jahrb. Bd. VI. Weitere Citate s. in diesen Arbeiten, zumal bei Hansen, u. oben unter d. Text.

Uredineen.

§ 79. Die Uredineen sind soweit wir sie kennen ausschliesslich Bewohner lebender Phanerogamen und Farne. Wie unten (§ 110) noch näher besprochen werden wird, können viele Arten ihren ganzen Entwickelungsgang auf einer Wirthspecies durchmachen; andere aber müssen, um zu bestimmten Stadien jenes zu gelangen, von einem Wirthe auf einen bestimmten andern übersiedeln.

Das Mycelium besteht aus zarten reich verästelten und querwändigen Hyphen, deren Zellen, zumal in der Jugend, reich an orangefarbigen Fett-

tropfen sind. Es ist vorwiegend in den Intercellularäumen des Wirthparenchyms verbreitet, sendet aber von hier aus oft auch ins Innere der Zellen kurze und meist kurzästige Zweiglein, welche alsdann als Haustorien betrachtet werden (vgl. § 5). Nur bei Hemileia sind von Ward Haustorien gefunden worden, welche die Gestalt unverästelter, dünnstieliger Bläschen, denen von Cystopus nicht unähnlich, besitzen. Nach dem Entwickelungsgang sind derzeit zwei Gruppen der Uredineen zu unterscheiden: Aecidienbildende und Tremelloide.

Bei den hier zunächst allein zu berücksichtigenden Aecidienbildenden stimmt derselbe mit jenem typischer Ascomyceten in so hohem Grade überein, dass man bestimmte Stadien beider als homolog betrachten darf, obgleich von vornherein einzugestehen ist, dass der Nachweis der Homologien noch seine Lücken hat.

Die Sporenfrüchte werden mit dem Terminus Aecidien bezeichnet. Ihre Entwickelung findet in dem subepidermalen Parenchym der Wirthpflanze statt, und zwar, eine nachher zu erwähnende Ausnahme abgerechnet, in folgender Weise. (Vgl. Fig. 124 I.)

Als erste Anfänge, Primordien, findet man in den Intercellularräumen des Wirth-Parenchyms dichte, aus verfilzten Myceliumfäden gebildete Geflechte mit lufthaltigen Interstitien, anfangs kaum grösser als eine Parenchymzelle, allmählich an Umfang zunehmend und die umgebenden Elemente des Parenchyms verdrängend. Von dem Centrum gegen den Umfang hin fortschreitend nehmen die einzelnen Zellen der anfangs schmal cylindrischen Fäden des Primordiums an Umfang derart zu, dass dieses allmählich das Ansehen eines Pseudoparenchyms erhält mit runden oder ovalen, zartwandigen, wasserhellen Zellen und engen lufthaltigen Interstitien. Dieser Körper, im Wesentlichen das von mir früher so genannte Perithecium darstellend, bleibt rings umgeben von einem Geflechte gewöhnlicher und in seine äusseren Elemente continuirlich übergehender Myceliumfäden. Er liegt mit seinem Scheitel nahe unter der Epidermis des Wirthes, sein Grund ragt tief in das Parenchym hinein (Fig. 124, *A*). Seine Gestalt ist kugelig oder von dem Scheitel nach dem Grunde hin abgeplattet. In dem Grunde des Körpers, und zwar an der Fläche, wo dieser an das umgebende Mycelium grenzt, tritt nun das Hymenium auf: eine kreisförmige, seltner unregelmässig gestaltete, lückenlose Schichte kurz cylindrisch-keulenförmiger, senkrecht gegen den Scheitel gerichteter Basidien, deren jede eine einfache lange Reihe von Sporen mit vergänglichen Zwischenzellen (S. 76) in basipetaler Folge succedan abschnürt (Fig. 124, *a*. 125). Der Flächendurchmesser dieser Schichte und die Zahl ihrer Basidien sind anfangs relativ klein, sie nehmen beide eine Zeit lang zu bis die definitive Breite des reifen Hymeniums erreicht ist; ob hierbei die neu hinzukommenden Basidien zwischen die ersten eingeschoben oder aussen von diesen gebildet werden ist unermittelt. Die Sporen sind rundlich-polyedrisch, seltner oval, und von dichtem, durch rothgelbes Oel gefärbtem, seltner farblosem Protoplasma erfüllt, ihre Wand farblos oder bräunlich und oft von dem S. 108 beschriebenen Stäbchengefüge.

Das Hymenium und die von ihm ausgehenden Sporenreihen werden um-

geben von einer häutigen, aus einer einfachen Zellschicht bestehenden Hülle (Peridie, Pseudoperidie, Paraphysenhülle), deren Zellen reihenweise geordnet sind, wie die Sporen, und welche gleich den Ketten der letzteren und mit denselben Schritt haltend dadurch wächst, dass ihr vom Grunde aus fortwährend neue Elemente hinzugefügt werden. Eine den Rand des Hymenium einnehmende dichte ringförmige Reihe von Bildungszellen, gleichsam Basidien,

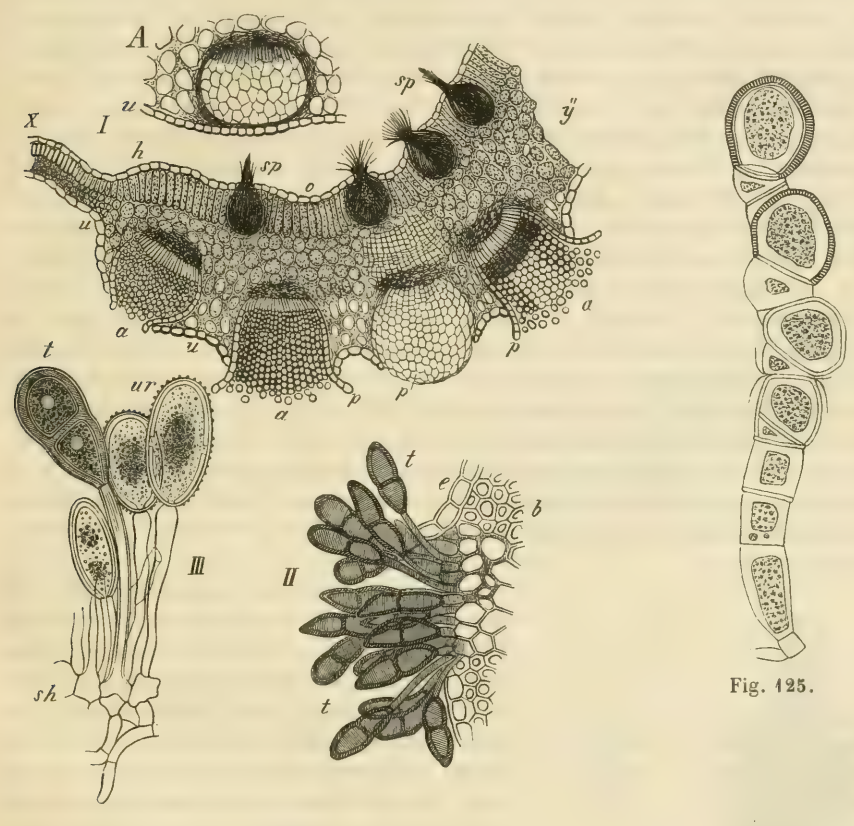


Fig. 124. Puccinia graminis. *A* Stück eines dünnen Blattquerschnitts von Berberis vulgaris mit einem unter der Epidermis sitzenden jungen Aecidium. — *I* (schwach vergr.) Durchschnitt durch einen aecidiumtragenden Fleck eines Berberisblattes. Bei *X* die normale Structur und Dicke dieses; der den Pilz tragende Theil, *u*—*y* ist monströs verdickt. *h*—*o* Blattoberseite. *sp* Spermogonien. *a* median durchschnittene geöffnete Aecidien, *p* Peridie derselben. Das mit *p* allein (ohne *a*) bezeichnete Exemplar zeigt die durch den Schnitt freigelegte Peridie in Flächenansicht. — *II* reifes Teleutosporenlager, aus dem Gewebe (*b*) eines Blattes von Triticum repens durch die Epidermis *e* vorbrechend. *t* Teleutosporen. Vergr. 190. *III* Teleutosporen und Uredo. Vergr. 390. Vgl. oben, S. 66. — Aus Sachs' Lehrbuch.

Fig. 125. Chrysomyxa Rhododendri. Basidie mit aufsitzender Sporenkette aus einer Aecidium-Frucht. Erklärung S. 76. Vergr. 600.

vermittelt dieses Wachsthum. Dasselbe schreitet also ganz ähnlich fort wie das der Sporenketten, jedoch ohne Bildung von Zwischenzellen. Die Zellen der Hülle stehen seitlich mit einander in lückenloser Verbindung, die obersten neigen und schliessen über dem Scheitel der Sporenketten zusammen, und zwar von Anfang an, bevor die Hymeniumschichte ihre definitive Breite erlangt hat, die Hülle entsteht also mindestens gleichzeitig mit den ersten Basidien, vielleicht früher als diese. Alle Zellen der Hülle erhalten polyedrische Form und sind von den Sporen unterschieden durch beträchtlichere Grösse, stärker verdickte, oft sehr zierliches Stäbchengefüge zeigende Wand und spärlich körnigen oder ganz wasserhellen, zuletzt oft luftführenden Inhalt. Durch die stete Nachschiebung neuer Elemente vom Grunde aus und die Vergrösserung der angelegten nimmt das aus den Sporenketten sammt Hülle bestehende Sporenlager an Umfang zu und drängt sich in den Pseudoparenchymkörper ein. Sein Wachsthum in die Breite drückt die Zellen des letzteren oft bis zur Unkenntlichkeit zusammen. In Folge seiner Verlängerung wird erst der Scheitel des Peritheciums durchbohrt, dann die Epidermis der Nährpflanze durchrissen, das Lager tritt mit dem Scheitel über diese hervor und wächst, wenn es vor Verletzung geschützt ist, durch stete Neubildung vom Grunde aus, zu einer bis über 1 mm langen, sporenerfüllten Röhre heran. Nach Durchbrechung der Epidermis trennen sich die Zellen der Hülle im Scheitel von einander, diese wird becherförmig geöffnet (Fig. 124, I. *a*), oder, bei manchen Arten (Gymnosporangium Sabinae) der Länge nach in schmale Lappen gespalten; die obersten reifen Sporen fallen aus, und dieses Zerfallen der Hülle und der Sporenketten schreitet gegen den Grund des Lagers fort, rascher im Freien und bei wechselnder Feuchtigkeit der Umgebung als an sorgfältig geschützten Culturexemplaren.

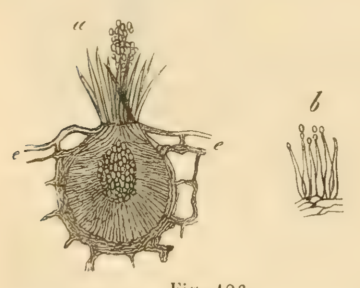


Fig. 126.

Der oben erwähnte Ausnahmefall wird dargestellt durch die Aecidien der Gattung Phragmidium. Dieselben unterscheiden sich im ausgebildeten Zustande von den anderen dadurch, dass ihnen die röhrige dichte Hülle fehlt. Statt dieser nimmt ein Kranz von keulenförmigen, einzelligen Haaren, Paraphysen, den Rand der oft zu breiten polsterförmigen Lagern ausgedehnten Hymenien ein. Ihre frühen Entwickelungsstadien sind nicht näher untersucht.

Ganz seltene Ausnahmen abgerechnet, werden die Aecidien immer begleitet von Spermogonien, Organen, welche den gleichnamigen einfacheren, die oben für Collema und andere Lichenenpilze beschrieben wurden, in allen Stücken sehr ähnlich sind (Fig. 124 *sp*, 126). Dieselben sind bei den meisten Arten kleine, dem blossen Auge als Punkte erscheinende, rund-krugförmige Behälter, dem subepidermalen Gewebe eingesenkt, mit dünner, aus mehreren

Fig. 126. Puccinia graminis. *a* medianer Durchschnitt durch ein Spermogonium im Blatt von Berberis vulgaris, aus der Epidermis *e*—*e* vorbrechend. Vergr. 200. *b* Sterigmen aus einem solchen, mit jungen Spermatien. Vergr. etwa 350.

Schichten dicht verflochtener Hyphen gebildeter, in der Epidermis schliesslich geöffneter glatter Wand. Diese umgibt einen einfachen Innenraum, in welchen von der ganzen Innenfläche entspringend dicht gedrängte gegen die Mitte convergirende Sterigmen ragen, hier einen engen Raum frei lassend, der von Spermatien wiederum dicht erfüllt wird. An der Mündung des Behälters entspringen von der Wand statt der Sterigmen einige Reihen schmal pfriemenförmiger spitzer Paraphysen oder Periphysen, welche die Epidermis durchbohrend ins Freie treten, aussen ein leicht divergirendes Büschel bildend, in dessen Mitte ein sehr enger Mündungscanal verläuft. Die Sterigmen sind kurz pfriemenförmige einzellige Hyphenzweige. Sie schnüren auf ihrem Scheitel, in basipetaler Folge, eine einfache Reihe schmal ellipsoidischer, von Gallerte umhüllter Spermatien succedan ab. Die erkennbaren morphologischen Eigenschaften dieser sind dieselben, welche oben für Collema etc. beschrieben wurden. Sie sammeln sich in dem Hohlraum des Spermogoniums und werden durch den Mündungscanal entleert, wenn die umhüllende Gallerte durch Wasseraufnahme quillt. Keimung konnte an ihnen ebensowenig wie an Ascomyceten-Spermatien beobachtet werden.

Kleine Abweichungen von dieser Gestaltung kommen insofern vor, als bei manchen Arten die Spermogonien auf der Aussenseite der Epidermis zur Ausbildung kommen, nur von der Cuticula bedeckt und diese schliesslich mit der Mündung durchbohrend (z. B. Puccinia Anemones, Peridermium elatinum, Phragmidium), und in Folge hiervon mehr ebene Grundfläche haben; und als andererseits die Mündungsparaphysen nicht über die Epidermis nach aussen treten (z. B. Chrysomyxa) oder ganz fehlen können (z. B. Phragmidium). Nach Entleerung der Spermatien vertrocknen die Spermogonien, ihre anfangs meist gelbe oder rothgelbe Farbe geht in Braun über.

Die Spermogonien sind, wo sie vorkommen, immer Vorläufer der zugehörigen Aecidien, d. h. die ersten sind ausgebildet vorhanden wenn die ersten Anlagen der letzteren in ihrer Nachbarschaft erscheinen. Alle diese Daten deuten auf ein ähnliches auch physiologisches Verhältniss beider Organe zu einander hin wie das zwischen den Spermogonien und Sporenfrüchten der Collemen bestehende. Ein sicherer Nachweis desselben liegt aber nicht vor; die in Rede stehenden müssen also derzeit zu jenen von zweifelhafter physiologischer Bedeutung gestellt werden.

Wie bei den Ascomyceten entstand auch für die Uredineen die Vermuthung, dass die Spermatien sexuelle, befruchtende Organe seien, sobald man erkannt hatte, dass die Spermogonien Theile der aecidienbildenden Species sind und nicht, wie ihr Entdecker Unger annahm, besondere Pilzspecies für sich repräsentiren. Die Argumente für jene Vermuthung waren und sind dieselben wie die bei den Ascomyceten discutirten, wie aus vorstehenden Angaben wohl auch ohne Wiederholung ersichtlich ist. Als Producte der präsumptiven Befruchtung waren auch, bei näherer Ueberlegung, nur die als Aecidien bekannten Sporenfrüchte zu betrachten und nichts Anderes, weil eben ihnen die Spermogonien- und Spermatienbildung nahezu constant vorausgeht. Kleinere Bedenken hiergegen lagen ja allerdings von Anfang an vor. Sie bestehen erstlich darin, dass in manchen Fällen Spermogonien auch als Begleiter oder Vorläufer nicht der Aecidien vorkommen, sondern als solche von Gonidienträgern, den nachher zu beschreibenden Uredo- und Teleutosporenlagern. So z. B. bei Puccinia fusca (Anemones), P. suaveolens, u. a. m. Allein solche Fälle betreffen nur bestimmte einzelne Species und die aus ihnen resultiren-

den Bedenken liessen sich unschwer beseitigen durch die Annahme, dass es sich bei denselben um nichts anderes handele, als um Gonidien bildende männliche Exemplare diöcischer Species, deren weibliche Exemplare vielleicht anderswo vorkommen oder aus irgend einem Grunde nicht bekannt sind. Zweitens habe ich einen Fall von dem gewöhnlich in der regulären Weise Spermogonien bildenden Endophyllum Sempervivi beschrieben (1. Aufl. S. 169), wo auf einigen cultivirten, von anderen völlig isolirten Sempervivum-Stöcken Aecidien mit normal entwickelten und keimfähigen Sporen zur Ausbildung kamen, ohne dass Spermogonien und Spermatien gefunden werden konnten. Schröter fand bei Culturen von Puccinia Alliorum die Aecidiumfrüchte immer ohne Spermogonienbegleitung, bei P. Galiorum auf G. Aparine und bei Uromyces Viciae Fabae auf Ervum hirsutum Spermogonien zwar constant im Frühjahr, in späterer Jahreszeit aber reichliche Aecidienbildung ohne Spermogonien. Das könnten aber Ausnahmefälle mit parthenogenetischer Entwickelung sein, welche ebenfalls keinen Einwand gegen die in der Regel vorhandene Sexualität begründen würden, wenn diese durch andere, sichere Gründe gestützt wäre. Gerade an solchen fehlt es aber. Wir kennen bei den Uredineen Nichts, was etwa wie die Woronin'sche Hyphe von Xylaria als ein rudimentäres Archicarp auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit angesprochen werden könnte, geschweige denn ein distinctes weibliches Sexualorgan oder auch nur Carpogon. Das wirkliche Fehlen eines solchen kann allerdings auch nicht mit absoluter Sicherheit behauptet werden, denn über den ersten Anfang des Hymeniums mit seiner Hülle ist man noch in Unkenntniss, es ist hier eine Lücke in den Beobachtungen, deren Ausfüllung bisher durch unüberwundene technische Schwierigkeiten verhindert wurde. An jungen Aecidiengruppen beobachtet man häufig und ohne grosse Schwierigkeit eine Erscheinung, welche sogar zu Gunsten der Annahme eines zur Conception ausgestatteten Archicarps zu sprechen scheint, nämlich kurze, stumpfe Hyphenzweige, welche nach Art der Trichogynspitze von Polystigma (vgl. S. 233) aus Spaltöffnungen hervorragen und sich auch hie und da bis an einen jungen Perithecienanfang verfolgen lassen. Die Hauptsache aber, nämlich die Continuität solcher eventuellen Trichogyne mit einem auch nur muthmaasslichen Archicarp einerseits und andererseits eine distincte Beziehung derselben zu den Spermatien hat sich bis jetzt nicht nachweisen lassen, es ist in den beobachteten Erscheinungen kein zwingender Grund enthalten, von Trichogynen zu reden und nicht einfach von Mycelzweigen, welche ebensogut einmal aus einer Spaltöffnung hervor als in Intercellularräume hinein wachsen.

Gegenüber dieser Unsicherheit ist auch vorläufig nichts anzufangen mit den neuerdings publicirten Angaben von Rathay, denenzufolge die Spermogonien der Uredineen durch ihren — längst bekannten — Blumengeruch, durch Zuckergehalt der die Spermatien umgebenden Gallerte, durch ihre Farbe, zu welcher oft noch die lebhafte Roth- oder Gelbfärbung des sie tragenden Wirthstückes hinzukommt, Insecten zum Besuche und in Folge dieses zur unwillkürlichen Verbreitung der Spermatien anlocken sollen.

Die in dem Aecidium gebildeten, hiernach kurz zu benennenden S p o r e n sind von dem Augenblicke des Freiwerdens aus dem Hymenium reif und keimfähig und bleiben dieses im besten Falle einige Wochen lang. In feuchter Umgebung treiben sie — meist aus vorgebildeten Keimporen (S. 109) ihrer Wand — zartwandige, das Protoplasma des Sporenraums sammt dem färbenden Oel aufnehmende Keimschläuche, und zwar der Regel nach nur einen. In der nächsten Weiterentwickelung dieser Schläuche und im Zusammenhang hiermit in dem gesammten Entwickelungsgang der Species unterscheidet man nun für die genauer bekannten Fälle zweierlei Haupterscheinungen.

In dem ersten, nur bei der Gattung E n d o p h y l l u m bekannten Fall hört der Schlauch, wenn er etwa 10mal länger als der Sporendurchmesser geworden ist, in die Länge zu wachsen auf und nimmt die Eigenschaften eines Promyceliums an (vgl. S. 118). Dieses theilt sich sofort durch Querwände in meist 4—5 Zellen, von denen jede (gewöhnlich mit Ausnahme der untersten) aus

ihrer Seite ein kurzes pfriemenförmiges Strigma austreibt und auf dem Scheitel dieses eine zartwandige, gekrümmt-eiförmige Spore abschnürt (Fig. 127). Diese wird als Sporidium von anderen unterschieden. Sie gehört, nach anderen Beziehungen betrachtet in die Kategorie der Gonidien, wenn die vorangestellte Auffassung des Aecidiums die richtige ist. Mit der Sporidienabschnürung stirbt das Promycelium ab. Die Sporidien selbst keimen, unter den geeigneten Bedingungen, sofort nach der Abschnürung, indem sie einen Keimschlauch treiben und dieser dringt, die Epidermiszellen durchbohrend, in das Parenchym der geeigneten Wirthpflanze um hier zu einem Mycel, welches zuletzt wieder Spermogonien und Aecidien producirt heranzuwachsen. Der gesammte Entwickelungsgang ist hiermit vollendet.

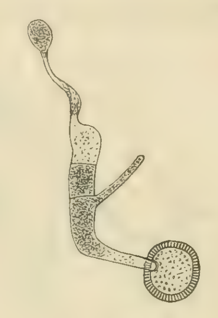


Fig. 127.

§ 80. In dem zweiten, weitaus häufigsten Fall entwickelt sich der Keimschlauch der Aecidiumsporen nicht zum Promycelium, sondern dringt, acropetal wachsend, durch eine Spaltöffnung ins Innere der geeigneten Wirthpflanze und entwickelt sich hier direct zu einem Mycelium. Dieses bildet schliesslich auf distincten Hymenien und immer durch acrogene Abgliederung Gonidien, welche, sofort oder nach längerer Ruhezeit keimfähig, bei ihrer Keimung je ein sporidienbildendes Promycel entwickeln wie das von Endophyllum. Die Sporidien sind meist auch schief-eiförmig, bei manchen Species jedoch rund. Aus dem in die Wirthpflanze eingedrungenen Keimschlauche der Sporidien erwächst dann wieder das spermogonien- und aecidienbildende Mycelium. Die erwähnten promycelbildenden Gonidien sind Teleutosporen genannt worden (Fig. 124, II, III, Fig. 128, *A*, *C*, 129).

Diese aecidien- und teleutosporenbildenden Formen sondern sich wiederum der Gliederung ihres Entwickelungsganges nach, in zwei Untergruppen. Bei der einen kommt zu den in der angegebenen Succession auftretenden Gliedern Mycel, Aecidium, Teleutosporen, Promycel, Sporidien nichts hinzu. So bei Gymnosporangium, Puccinia Sect. Hemipuccinia, z. B. P. Falcariae.

Bei der anderen dagegen bildet das aus der Aecidiumspore erwachsene Mycel ausser den Teleutosporen noch andere Gonidien, Uredosporen (Stylosporen Tulasne's) genannt. Dieselben werden ebenfalls acrogen abgegliedert (Fig. 124 *III*, *us*), sie sind wohl immer der Entwickelungszeit nach die Vorläufer der zugehörigen Teleutosporen. Sie entstehen je nach Species, entweder in denselben Hymenien wie diese, oder von ihnen getrennt in besonderen, die dann schlechtweg Uredo, Uredolager genannt werden. Sie sind, bei kurzer Lebensdauer, sofort nach der Abgliederung keimfähig und treiben einen Keimschlauch (Fig. 128, *D*), der wie bei den Aecidiumsporen, in eine Spaltöffnung der Wirthpflanze eingetreten, direct zum Mycelium heranwächst. Dieses bildet

Fig. 127. Endophyllum Sempervivi Lév. Keimende Spore mit dem Promycelium und einer fast fertigen Sporidie auf dem obersten Sterigma. Vergr. 200.

wiederum nur Uredo- und Teleutosporen, und da der Keimungsprocess, die Entwickelung des Mycels aus ihm und jene der Uredo an diesem sehr rasch ablaufen — sechs bis zehn Tage nach einer Uredo-Aussaat beginnt unter günstigen Verhältnissen schon die Reifung der Uredo nächster Generation — so sind sie bei den Species, welche sie reichlich produciren, die für rasche und weite Verbreitung des Pilzes besonders wirksamen Organe.

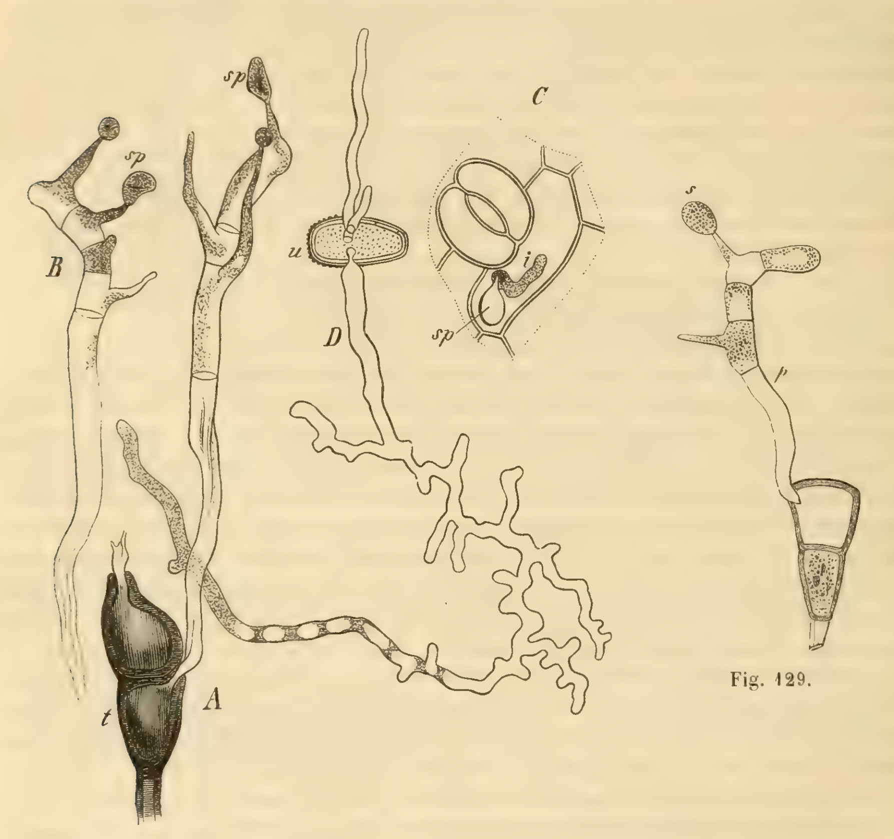


Fig. 128.

Fig. 129.

Zur Vollständigkeit der Darstellung muss noch hinzugefügt werden, dass ausnahmsweise auch dasselbe Mycelium, welches Aecidien bildet, nachträglich Gonidien, d. h. Teleutosporen mit oder ohne Uredo produciren kann. Die Aus-

Fig. 128. (Aus Sachs' Lehrbuch) *Puccinia graminis*. *A* ein keimendes Teleutosporenpaar mit Promycelium und Sporidien *sp*. *B* ein abgerissenes Promycelium. *C* Epidermis der Blattunterfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie, deren Keimschlauch bei *i* in eine Epidermiszelle eingedrungen ist. *D* Keimschlauch treibende Uredospore, 14 Stunden nach der Aussaat auf Wasser. In der leeren Sporenmembran vier äquatoriale Keimporen. *C*, *D* 390fach, *A*, *B* etwas stärker vergr.

Fig. 129. *Puccinia Rubigo vera*. Teleutosporenpaar, die untere ungekeimt, die obere in Keimung. *p* Promycelium, *s* Sporidie. Vergr. 390.

nahmen sind theils individuelle, z. B. bei Uromyces appendiculatus; theils sind einzelne Species von der Mehrzahl durch das regelmässige Vorkommen dieser Erscheinung ausgezeichnet, z. B. Uromyces Behenis, Scrophulariae, Cestri, Puccinia Berberidis. Ferner kommt es nicht selten vor, dass Sporidien-Keimschläuche, wenn sie nicht sofort eindringen können, an ihrer Spitze erst eine secundäre Sporidie abschnüren, welche dann die Eigenschaften der ursprünglichen hat.

Beide Arten von Gonidien werden, wie schon erwähnt, auf Hymenien gebildet, und zwar auf der Aussenfläche etwa polsterförmiger Körper, welche durch Verflechtung der Mycelfäden unter der Wirthepidermis (selten etwas tiefer) entstehen und diese mit der Sporenbildung durchbrechen. Beide entstehen acrogen auf dicht gedrängten Trägern (Sterigmen, Basidien), welche die Aussenfläche des Hymeniums entweder allein bedecken, oder, bei bestimmten Species, gemischt mit, resp. umgeben von characteristisch gebildeten Paraphysen; selten (z. B. Uredo von Melampsora populina, Cronartium) umgeben von einer, jener der Aecidien ähnlichen einschichtigen Hülle, deren Entwickelung übrigens noch näher zu untersuchen ist.

Die Uredosporen werden je nach Species, in succedanen Reihen und mit Zwischenzellen, wie in den Aecidien, oder einzeln auf schmalen stielförmigen Trägern gebildet. Sie werden mit der Reife immer von letzteren abgeschnürt um zu verstäuben. Ihre Gestalt und ihr Bau stimmt mit jenem der Aecidiensporen im Wesentlichen überein, höchstens etwa mit Ausnahme jener von Hemileia. Die Teleutosporen der meisten Formen werden in ähnlicher Weise angelegt wie die Uredosporen, jedoch fehlen bei Reihenanordnung die Zwischenzellen (Fig. 129, 130); nur bei Triphragmium und Melampsora insofern anders, als bei jenem in der solitär acrogenenen Mutterzelle durch simultane (?) Theilung drei in eine Fläche geordnete Sporen gebildet werden, bei Melampsora die Mutterzelle durch Längswände in mehrere (vier) neben einander stehende Sporen getheilt wird. Sie sind, ausser der Keimungsform, von den Uredosporen durch zwei Eigenschaften allgemein unterschieden. Erstens werden sie nicht von ihrem Träger abgeschnürt; sie bleiben bei den meisten Arten mit diesem bis zur Keimung an ihrem Entstehungsorte sitzen; seltener, z. B. bei manchen Uromyces und Puccinien (U. Phaseolorum, P. fusca etc. etc.) werden sie allerdings losgetrennt, aber nicht von ihrem Sterigma, sondern mit einem Stücke dieses, welches durch einen Querriss von dem Hymenium abgelöst wird. Zweitens sind alle Teleutosporen zur Reifezeit erfüllt von feinkörnigem, farblosem oder durch ganz fein vertheiltes, rothgelbes Fett gefärbtem Protoplasma, welches einen von schwächer lichtbrechender Substanz erfüllten, relativ kleinen, kugeligen Hohlraum umgibt. Ob dieser ein Zellkern oder kernführender Raum oder etwas anderes ist, ist noch nicht sicher ermittelt. Im übrigen herrscht unter den Teleutosporen eine sehr grosse Mannichfaltigkeit, was den speciellen Modus ihrer Entstehung, ihrer eventuellen Verbindung mit einander und mit dem sie tragenden Hymenium, ihre Gestaltung und Wandstructur betrifft. Diese Differenzen sind es vorzugsweise, nach welchen die Uredineen in Genera getheilt werden. Die Keimungserscheinungen sind bei allen höchst übereinstimmend. Nur Coleosporium unterscheidet sich von

den übrigen Genera dadurch, dass die in Reihen, meist zu vier, übereinanderstehenden Teleutosporen bei der Keimung nur je ein Sterigma treiben, welches eine Sporidie abschnürt, so dass also die Gestaltung einer keimenden Sporenreihe gleich ist jener eines Promycels der anderen Genera.

Aus der vorstehenden Uebersicht erhellt, dass der einfachste bekannte Entwickelungsgang unter den aecidienbildenden Uredineen den Endophyllen zukommt. Aber auch hier entsteht aus der Aecidiumspore die nächste aecidienbildende Generation immer nur durch Vermittelung der wenn auch transitorischen, gonidienbildenden Wechselgeneration, des Promycels mit den Sporidien. Zwischen der Bildung zweier successiver Aecidiumgenerationen verläuft hier, bei den zwei bekannten Arten E. Sempervivi und Euphorbiae ein Jahr, welches zur Ausbildung des Mycels in dem Gewebe des perennirenden Wirthes benutzt wird. Es mag auch Species geben, bei welchen der Entwickelungsgang durch Wegfall der Sporidienbildung noch weiter vereinfacht ist indem der aus der Aecidiumspore getriebene Keimschlauch direct zum aecidienbildenden Mycel heranwächst; solche denkbar einfachste Species sind aber nicht bekannt. Die einfachen, nicht zu Promycel werdenden Schläuche, welche die Sporen der genannten treiben können, wenn sie unter Wasser getaucht werden, sind, soweit wenigstens die Untersuchungen reichen, nicht entwickelungsfähig.

Bei den übrigen Formen erfährt der Entwickelungsgang durch Einschaltung der Teleuto- und Uredogonidien, theils als nothwendige theils wenigstens als reguläre Glieder desselben, eine grössere Complication, und diese ist speciesweise mannichfach abgestuft, nach dem mehr weniger reichlichen Vorkommen oder Fehlen der Uredo. Zu diesen rein morphologischen Abstufungen kommen dann noch biologische Differenzen, welche, in wiederum speciesweise reich wechselnden Combinationen, die wirklichen Lebensbilder der Species ungemein mannichfaltig gestalten. Ein Hauptunterschied liegt hier besonders darin, dass die Teleutosporen der einen Species sofort mit ihrer Reife keimen, die der anderen einen längeren Ruhezustand durchzumachen haben. Bei jenen fällt die Reifung in die Vegetationsperiode; bei den anderen fällt sie ans Ende dieser und die Keimung an den Anfang der nächsten. Die zuerst genauer studirten Species gehören in die letztere Kategorie. Es lag daher am nächsten die Darstellung ihres Entwickelungsganges mit der Sporidienbildung zu beginnen, und dann bilden die Teleutosporen den Abschluss desselben; dem verdanken sie ihren Namen.

Da alle diese Teleutosporen nach ihren speciellen Gestaltungen Formgenera, welche auch in verändertem Sinne beibehalten sind, characterisiren, so werden sie auch wohl noch nach diesen Genera besonders benannt, wie Puccinia-, Triphragmium-, Phragmidiumsporen u. s. w. Tulasne nannte sie, zum Unterschied von den anderen, schlechtweg Sporen. — Die derzeitigen T e r m i n i Uredo und Aecidium sind ursprünglich die Namen von F o r m g e n e r a gewesen und in veränderter Bedeutung beibehalten worden. Die Thatsache, dass man im Gegensatz zu den Teleutosporen fast alle Aecidien und Uredines in je e i n Formgenus brachte, deutet schon auf eine sehr grosse Aehnlichkeit der gleichnamigen Formen untereinander hin. Diese findet in der That statt zwischen den allermeisten Aecidien. Für die Uredines zeigt feinere Untersuchung wohl schon grössere Mannichfaltigkeit, und vor allem zwei Haupttypen der Sporenabgliederung, nämlich solitäre Abschnürung auf fadenförmigen Sterigmen (z. B. Puccinia, Uromyces etc.) und succedan-reihenweise (z. B. Coleosporium, Chrysomyxa). Eine erheblichere Abweichung von allen übrigen findet jedoch nur bei dem einen Genus Hemileia statt.

Auf die Einzelheiten der nach den angegebenen Gesichtspunkten stattfindenden Combinationen und ihrer Anwendung auf die Unterscheidung und Gruppirung der Species und Genera braucht hier nicht eingegangen zu werden, weil dieselbe aus den floristischen Arbeiten hinreichend ersichtlich wird. Speciell sei auf die Zusammenstellung in Winter's Pilzflora verwiesen.

§ 81. Neben zahlreichen derzeit vollständig bekannten aecidienbildenden Uredineen-Species kennt man noch viele Formen, welche mit Entwickelungs-

gliedern dieser in so hohem Grade conform sind, dass sie ohne alles Bedenken denselben homolog betrachtet werden, für welche aber ein abgeschlossener Entwickelungscyclus nicht bekannt ist. Die Weiterentwickelung des Gliedes, von dem die Untersuchung ausgeht, ist eine Strecke weit verfolgt, ohne aber das Ausgangsglied wieder zu erreichen. Man weiss daher auch nicht genau, welcherlei Organe dem Entwickelungsgang der einzelnen Species factisch zukommen. Beispiele hierfür finden sich in den Floren genug. Sie betreffen alle die beschriebenen Kategorien von Organen. Von Peridermium elatinum, Phelonites strobilina, Aecidium Sedi u. v. a. kennt man z. B. nur die Aecidien, von Ph. strobilina nicht einmal die Keimung der Sporen, von den beiden anderen ist diese zwar bekannt, sie stimmt mit jener von anderen, nicht Promycelium bildenden Aecidien vollig überein, wie und wo sich die Keimschläuche aber weiter entwickeln, weiss man nicht. Nur Teleutosporen sind derzeit bekannt von manchen Puccinien, Uromyces, von Triphragmium echinatum u. a. m., zum Theil kennt man deren Keimung, ohne aber zu wissen, was aus den Sporidien wird. Ein Pilz, von dem nur Uredo bekannt ist, ist z. B. der als Uredo Symphyti beschriebene — die Namen Uredo etc. werden hier noch, zwar inconsequent, aber verständlich, wie Formgenusnamen angewendet — ; von manchen unter dem Formgenusnamen Caeoma (Tulasne) zusammengefassten Formen, wie z. B. C. Mercurialis, C. Evonymi u. a. m. ist es fraglich, ob sie als Uredines oder als hüllenlose Aecidien, wie die von Phragmidium zu betrachten sind. Arten wie Melampsora salicina, populina, Coleosporium Campanularum, Hemileia vastatrix u. a. bilden Uredo- und Teleutosporen und werden mit solchen aus den Keimen der Uredosporen in unbegrenzter Menge reproducirt. Die Teleutosporen bilden Promycelium mit Sporidien, aber was aus diesen wird, hat nicht eruirt werden können.

Fälle wie die letztgenannten einerseits und das Vorkommen von Aecidien mit keimfähigen Sporen ausserhalb eines bekannten typischen Entwickelungscyclus andererseits würden an und für sich genügen, um die Vermuthung zu begründen, dass es sich hier wenigstens der Hauptsache nach um nichts weiter handelt, als um Uredineen des oben beschriebenen Entwickelungsverlaufs, bei welchen dieser nur lückenhaft bekannt ist, weil man die Bedingungen für die Weiterentwickelung derjenigen Organe nicht ermittelt hat, an welchen die Untersuchung hängen blieb. Die Erfahrung, zumal das Bekanntwerden der Erscheinungen des Wirthwechsels (§ 110) hat denn auch jene Vermuthung in ausgiebigem Maasse bestätigt; aus den abgerissen bekannten Gliedern werden immer mehr typische aecidienbildende Species ergänzt, man kann daher mit Sicherheit sagen, dass viele der angegebenen Lücken nur für unsere Kenntnisse bestehen und nicht in dem Entwickelungsgange der Species. Freilich ist hiermit a priori die Möglichkeit doch nicht ausgeschlossen, dass unser Schema nicht auf alle passt. Es gibt vollkommen bekannte, unter dasselbe fallende Species, z. B. Puccinia Rubigo vera der Getreidefelder, welche sich jahraus, jahrein in furchtbarer Häufigkeit nur durch Uredo fortpflanzen. Sie bilden jedenfalls Millionen von Teleutosporen, welche keimen, aber ganz vergeblich weil die Sporidien nur relativ selten die Bedingungen finden zur Aecidienentwickelung. Diese findet allerdings statt, sowie die Bedingungen

zutreffen. Das Beispiel zeigt aber, dass die Species sich auch ohne Aecidiumeinschiebung reichlich verbreiten kann, und hiernach steht der Annahme nichts im Wege, dass es auch Arten geben könne, deren Aecidien nicht nur selten sind, sondern ganz fehlen, vielleicht vorhanden waren, aber verloren worden sind, während die übrigen Entwickelungsglieder, Uredo, Teleutosporen. Sporidien bestehen blieben, ohne ihre früheren Eigenschaften zu verändern, Andere Species könnten dann auch die ihnen nutzlosen Teleutosporen verloren haben und auf die Uredo allein eingeschränkt sein. Das sind wenigstens Möglichkeiten, welche vorsichtig erwogen und durch weitere Untersuchungen geprüft werden können. Man wird auf sie auch noch auf anderem, im nächsten Paragraphen zu erörternden Wege geführt.

§ 82. Es gibt nämlich Uredineen, von welchen ausgesagt werden kann, oder muss, dass wir ihren Entwickelungscyclus vollständig kennen, bei welchen dieser aber von dem Aecidien bildenden verschieden ist. Die hiermit gemeinten Formen sind die tremelloide Uredineen genannten. Zu denselben gehören die Leptopuccinien und Leptochrysomyxa.

Von den ersteren kennt man Organe, welche den Teleutosporen aecidienbildender Puccinia-Arten nach Bau, Entwickelung, Keimung inclusive Sporidienbildung in allen wesentlichen Punkten gleich, daher auch mit diesem Namen zu benennen sind, höchstens von den meisten Species letzterer Kategorie durch durchschnittlich weichere, mehr gelatinöse Sporenmembranen ausgezeichnet. Doch gilt dieses nicht allgemein; die leider nur aus alten Sammlungsexemplaren bekannte aecidienbildende chilenische Puccinia Berberidis z. B. kommt in dieser Beziehung mit den weichsten Leptopuccinien überein. Mit dieser Eigenschaft steht bei ihr und bei allen Leptopuccinien die weitere Erscheinung im Zusammenhang, dass die Teleutosporen sofort nach ihrer Reifung, auf den relativ langen Stielen dicht gedrängt an dem Nährboden sitzen bleibend, keimen, wenigstens die weitaus meisten. Bei manchen Arten, z. B. L. Circaeae, Veronicae, annularis werden, wie Schröter fand, ausserdem noch derbwandigere Teleutosporen gebildet, die erst nach Ueberwinterung keimfähig sind. Die Weiterentwickelung der vom Promycel abgeschnürten Sporidien ist wenigstens für Lept. Dianthi, Malvacearum und Circaeae genau bekannt: die Sporidienkeime dringen sofort in die geeignete Wirthpflanze ein, sei es quer durch die Epidermismembran (P. Malvacearum), sei es durch die Spaltöffnungen (L. Dianthi) eintretend, und entwickeln sich zum Mycelium, welches immer nur wieder Teleutosporenlager bildet. Aecidien oder Uredo sind bei diesen Arten nie beobachtet.

Ein ähnliches Verhältniss wie zwischen den aecidienbildenden Puccinien und Leptopuccinia besteht zwischen den Chrysomyxen und Leptochrysomyxa. Erstere (Chr. Ledi und Rhododendri) bilden, in der regulären Succession, Aecidien, Teleutosporen, auch Uredo. Die Teleutosporen (Fig. 130, 131) sind cylindrische Zellen mit weicher farbloser Membran, sie bilden mehrgliederige einfache oder ästige Reihen, welche parallel zu dichten Lagern vereinigt vertical auf der Hymenialfläche stehen. Sie keimen sofort nach der Reife, und in der ursprünglichen Stellung verbleibend. Genau dieselben, von den beiden genannten Species kaum unterscheidbaren Teleutosporen, Promycelium und

Sporidien nun bildet die Leptochrysomyxa (Chrysomyxa Abietis Unger). Aus ihren Sporidienkeimen werden aber immer nur wiederum Teleutosporen bildende Mycelien reproducirt, Aecidien- und Uredobildung ist nie beobachtet worden.

Es ist klar, dass die Lebenseinrichtungen dieser Arten von jenen der erstbeschriebenen differiren. Das könnte aber auch stattfinden unter gleichbleibendem morphologischem Verhalten. In diesem findet aber nicht minder der

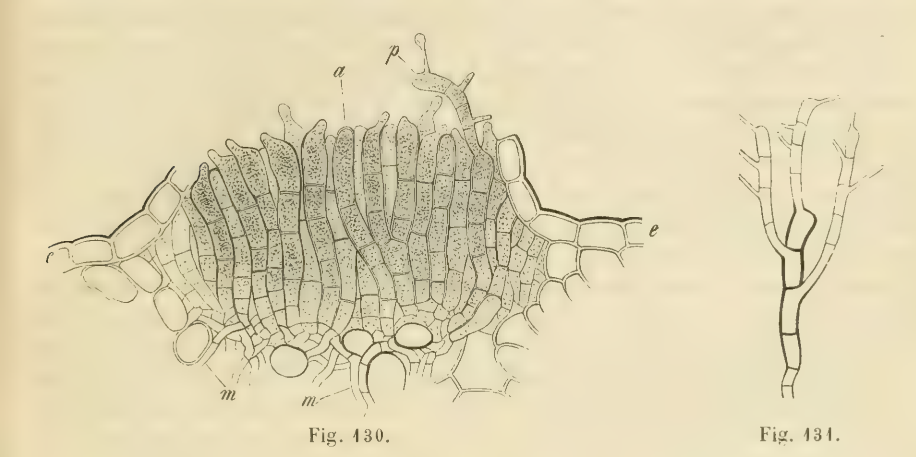


Fig. 130. Fig. 131.

wesentliche Unterschied statt, dass die ganze Aecidiumgeneration übersprungen, aus dem Cyclus ausgeschaltet wird. Es mag ja sein, das sie bei manchen nicht sehr ausführlich untersuchten Leptopuccinien so gut wie bei der P. Berberidis vorkommt, dass wir nur den Ort und die Bedingungen dieses Vorkommens noch nicht kennen. Als Möglichkeit mag dieses selbst zugegeben werden für die soeben speciell genannten vier Arten, welche sehr oft und ausführlich durchuntersucht sind, und für welche es an jedem Indicium für etwaiges Vorkommen zugehöriger Aecidien fehlt. An der bestehenden Thatsache des tremelloiden Entwickelungsganges wird hierdurch nichts geändert.

Schröter unterscheidet als Micropuccinia eine Gruppe, von welcher ebenfalls nur Teleutosporen bekannt sind: P. Pruni, Aegopodii, Asari z. B. — Von den Leptopuccinien sind diese Formen unterschieden durch die nach der Reife abfallenden und erst nach längerer Ruhezeit keimenden Teleutosporen. Ueber ihren Entwickelungsgang liegt nichts vollständiges vor. Es ist nach diesen Daten wohl möglich, dass derselbe auch dem tremelloiden Typus angehört, die Entscheidung darüber jedoch von ferneren Untersuchungen zu erwarten.

Fig. 130. Chrysomyxa Rhododendri im Blatte von Rh. hirsutum. Senkrechter Schnitt durch ein Teleutosporenlager. *e—e* Epidermis der Blatt-Unterfläche. An das Lager grenzt Blattgewebe, welches von den Mycelfäden *m* der Chrysomyxa durchwuchert und verschoben ist. *a* eine noch ungekeimte Teleutosporen-Reihe. *p* Eine solche, in welcher die oberste Teleutospore ein Promycel getrieben hat, an dem die Bildung der Sterigmen und Sporidien in basipetaler Folge beginnt. Die übrigen Reihen zeigen der Mehrzahl nach den ersten Anfang der Promycelbildung an der obersten Teleutospore. Vergr. 140.

Fig. 131. Einzelne, freipräparirte Teleutosporenreihe desselben Pilzes nach vollendeter Keimung und Abwerfung der Sporidien.

§ 83. Aus den vorstehenden Darstellungen gehen die Homologien innerhalb der Uredineengruppe von selbst hervor. Die gleich benannten Organe aller sind unzweifelhaft im morphologischen Sinne homolog. Geht man von Endophyllum aus, so ist bei den mit Teleutosporen und Uredo ausgestatteten Arten der zwischen zwei successive Sporidien-Generationen fallende Abschnitt in mannichfacher Abstufung zu reicher Gliederung ausgebildet; bei den tremelloiden Formen aber ist, soweit wir sie kennen, die Homologie unterbrochen und nicht restituirt (S. 136). Nimmt man umgekehrt die tremelloiden Formen zum Ausgangspunkt der Vergleichung, so handelt es sich für die aecidienbildenden um Hinzukommen, Erwerbung eines neuen allgemein wesentlichen Entwickelungsgliedes, des Aecidium mit seiner Spermogonienbegleitung.

Wie schon Eingangs hervorgehoben, schliesst sich der Rhythmus der Entwickelung der aecidienbildenden Formen jenem der typischen Ascomyceten aufs engste an. Zwischen dem von Polystigma (vgl. S. 246) und Endophyllum besteht die vollste Uebereinstimmung bis auf die Unterschiede zwischen Perithecium und Aecidium. Intermediärformen zwischen beiderlei Arten von Sporenfrüchten kennen wir derzeit schlechterdings nicht. Der Unterschied zwischen beiden ist aber gross genug, um die Homologie beider fraglich erscheinen zu lassen. Hierin liegt die Eingangs angedeutete Lücke, denn alle übrigen Eigenthümlichkeiten der aecidienbildenden Uredineen sind nichts weiter als Specialfälle des allgemeinen Entwickelungsganges der Ascomyceten. Es sind aber dermalen keine Thatsachen bekannt, aus welchen näherer Anschluss der Aecidien nach einer anderen Seite als jener der Ascomycetenfrüchte abzuleiten wäre, und diese Erfahrung, im Einklang mit der öfter hervorgehobenen Uebereinstimmung des Gesammtrhythmus der Entwickelung gibt für die Annahme der Homologie beider den Ausschlag — von etwas anderem als von einer Annahme kann hier selbstverständlich nicht die Rede sein. Ist diese Annahme aber richtig, so gehören, mit anderen Worten, die aecidienbildenden Uredineen in die Reihe der Ascomyceten, als eine besondere, durch die Specialeigenschaften der Sporenfrucht ausgezeichnete Unter- oder Seitengruppe derselben. Und sind ferner die oben entwickelten Anschauungen richtig über den Anschluss der Ascomyceten an die Peronosporeen, Mucorinen und durch deren Vermittelung an das Gesammtsystem, so können sich die sporenfruchtbildenden Uredineen nicht aus den tremelloiden weiterentwickelt haben. Für letztere bleibt dann nichts übrig als die Annahme, dass sie durch Ausschaltung der Aecidien regressiv entwickelte Abkömmlinge solcher aecidienbildender Species sind, deren Entwickelungsgliedern sie augenscheinlich homolog und theilweise zum Verwechseln ähnlich sind.

Litteratur.

Unger, Die Exantheme d. Pflanzen. Wien 1833.
Die übrigen älteren Arbeiten sind in den sogleich zu nennenden aufgezählt.

Léveillé, Sur la dispos. des Urédinées, Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom. VIII u. Artikel Urédinées in d'Orbigny, Dict. hist. nat.

Tulasne, Mém. sur les Ustilaginées et les Urédinées. Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom. VII. u. besonders Second Mémoire s. l. Urédinées et les Ustilaginées. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. II.

Kühn, Krankheiten d. Culturgewächse. Berlin 1859.

de Bary, Rech. sur les Champignons parasites. Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. XX. (pag. 64).
——, Unters. über d. Brandpilze. Berlin 1853.
——, Ueber Caeoma pinitorquum. Monatsber. d. Berl. Acad. Decbr. 1863.
——, Neue Unters. über Uredineen. Ibid. Januar 1865 u. April 1866.
——, Ueber den Krebs und die Hexenbesen d. Weisstanne. Bot. Zeitg. 1867.
——, Aecidium abietinum. Ibid. 1879.
Schröter, Die Brand- und Rostpilze Schlesiens. Abhandl. d. Schles. Ges. f. Vaterl. Cultur 1869.
——, Entwickelungsgesch. einiger Rostpilze. Cohn, Beitr. Bd. I, Heft 3, p. 1. — Bd. III, 1, 51.
——, Ueber einige amerikanische Uredineen. Hedwigia 1875.
——, Aecid. Euphorbiae u. Uromyces Pisi. Ibid.
M. Reess, Die Rostpilze d. deutschen Coniferen. Halle 1869.
R. Wolff, Aecidium Pini u. s. Zusammenhang mit Coleosporium Senecionis Lév. Festschrift. Riga 1876.
A. S. Oersted, Om Sygdome hos Planterne etc. Kopenhagen 1863.
——, Ueber Podisoma resp. Roestelia. Bulletin d. l'Acad. Roy. des Sc. de Copenhague. 1866 u. 1867 u. k. Danske Vidensk. Selskab. Skrifter. 5. Ser. Bd. VII (1863).
Woronin, Puccinia Helianthi (Russisch). St. Petersb. 1871.
R. Hartig, Wichtige Krankheiten d. Waldbäume. Berlin 1874. — Id., Lehrbuch der Baumkrankheiten. Berl. 1882, p. 49 ff.
W. G. Farlow, The Gymnosporangia or Cedar-apples of the United States. Memoirs of the Boston Soc. of Nat. History. Boston 1880.
E. Rathay, Unters. über d. Spermogonien der Rostpilze. Denkschr. d. Wien. Acad. Bd. 46. Wien 1882.
H. Marshall Ward, Researches on the life history of Hemileia vastatrix. Linn. Soc. Journ. Botany, Vol. XIX.
——, On the morphology of Hemileia vastatrix Berk. Quarterly Journ. of Micr. Science. New Serie. Vol. XXI.
G. Winter, Die Pilze Deutschlands. Vol. I.

Basidiomyceten.

§ 84. Zwei grosse Abtheilungen, die Hymenomyceten und die Gastromyceten bilden mit einander die in der Ueberschrift genannte Gruppe. Sie hat ihren Namen nach den allen Angehörigen eigenen, acrogene Sporen abgliedernden Basidien, welche oben, S. 66—68 beschrieben wurden und welche, auf oder im Fruchtkörper, zu Hymenien dicht und meist parallel zusammengestellt sind, nicht selten begleitet von sterilen Hyphenzweigen, welche auch hier, nach Montagne's Vorgang [1]), als Paraphysen zusammengefasst werden können (vgl. S. 57). Die Basidien treten, man kann geradezu sagen in grösster Einförmigkeit, fast immer auf in der oben beschriebenen, zwei-, vier-, selten mehrsporigen Keulenform. Nur bei Tremellinen und einigen wenigen exceptionellen Einzelfällen, wie Tulostoma (§ 90) und den angeblich einsporigen Basidien von Kneiffia [2]) kommen erheblichere Abweichungen von der gewöhnlichen Gestaltung vor. Die reife Spore wird, wiederum mit theilweiser Ausnahme einiger Tremellinen und einer zweifelhaften Angabe

1) Esquisse organographique etc. des Champignons.

2) Vgl. Fries, Hymenomyc. Europ. p. 628. Berkeley and Broome, Ann. Magaz. of Nat. history. Ser. 4. Vol. VII, p. 429.

über Agaricus rutilus[1]), überall abgegliedert als einfache Zelle, deren Gestalt zwischen Kugel- und schmaler Spindelform nach Species in allen Abstufungen wechselt.

Hymenomyceten und Gastromyceten sind nach dem Aufbau ihrer Fruchtkörper unterschieden, welcher zunächst zu beschreiben ist.

Hymenomyceten.

§ 85. Diese Abtheilung ist von der anderen dadurch ausgezeichnet, dass das Hymenium, mindestens zur Zeit der Sporenabgliederung, meist schon vorher, auf der freien Aussenfläche des Trägers liegt. In den einfachsten Fällen, wie sie z. B. in Corticium, Dacryomyces, Exobasidium, Hypochnus spec. vorliegen, sind die Fruchtkörper nach Gestaltung und Gliederung von den Teleutosporenlagern der Uredineen, z. B. dem in Fig. 130 dargestellten, in nichts Wesentlichem verschieden, wenn man an Stelle der dortigen Teleutosporen die Basidien setzt. Sie stellen also flache oder polsterförmige Körper dar, die an der freien Fläche die Hymenialschicht tragen und mit der gegenüberliegenden dem Mycelium, resp. dem Substrat aufsitzen. An diese einfachsten schliessen sich höher gegliederte Formen nach zwei Hauptrichtungen an. Einerseits hebt sich, bei vertical stehendem Substrat, der nach oben sehende Rand des Körpers von dem Substrat ab, um in annähernd rechtwinklicher Richtung zu diesem weiter zu wachsen; es kommen hierdurch fächer-, muschel-, hufförmige Körper zu stande, welche auf ihrer erdwärts sehenden Fläche das Hymenium tragen, auf der entgegengesetzten steril sind. Andererseits erhebt sich der Körper von dem (gewöhnlich, wenn auch nicht ausnahmslos) horizontalen Substrat in verticaler, aufrechter Richtung zur Gestalt der Hutschwämme und der Keulenschwämme. Erstere haben die Form aufwärts verbreiterter conischer Körper, oder von einem Stiele getragener Trichter oder Schirme; diese tragen das Hymenium in selteneren Fällen localisirt auf der dem Substrat abgekehrten, bei Trichterform also der oberen, inneren Fläche, während die übrige Oberfläche steril bleibt: Cyphella, Guepinia Tul., Exidia. Gewöhnlich findet das Umgekehrte statt, das Hymenium ist localisirt auf der dem Substrat zugekehrten Seite, also der Mantelfläche des Conus, der Unterfläche des gestielten Schirms; so bei Gyrocephalus Persoon (= Guepinia helvelloides Fr.) und den meisten Hymenomyceten im engeren Sinne. Bei Fruchtkörpern der letzteren Art heisst der Abschnitt, welchem die Hymenialfläche angehört, speciell Hut, pileus; er sitzt auf einem mehr oder minder distincten Stiele, stipes. Von dieser ursprünglichen Bedeutung ist dann die Bezeichnung Hut zweckmässig übertragen worden auf die mit erdwärts sehender Hymenialfläche versehenen Körper überhaupt, auch jene huf- und fächerförmigen.

Die Keulenschwämme sind aufrechte, keulige oder cylindrische, einfache oder strauchartig verzweigte Körper, welche in ihrem oberen Theile ringsum von der Hymenialfläche bedeckt sind. Calocera, Dacrymitra und die Clavarieen sind die bekannten Beispiele dafür.

1) Vgl. Leveillé in Ann. sc. nat. 2. Sér. VIII, 328.

Zwischen allen den aufgeführten Hauptformen findet sich die reichste, wohl lückenlose Serie von intermediären: am vollständigsten wohl in der Abtheilung der Thelephoreen.

Theilweise unabhängig von der besprochenen Gesammtform ist die Gestaltung der Hymenialfläche mannichfach verschieden; sie wird vorzugsweise benutzt zur Unterscheidung der Gruppen und Genera der Hymenomyceten im engeren Sinne. Sie ist glatt oder unregelmässig grobfaltig, im übrigen nur manchmal mit unbedeutenden Prominenzen, Haarbildungen u. dergl. versehen bei den meisten Tremellinen, den Clavarieen und Thelephoreen. Bei den übrigen ist sie ausgezeichnet und beträchtlich vergrössert durch bestimmt geformte Vorsprünge: Zähne oder regelmässig conische spitze Stacheln bei Tremellodon, und den Hydnei; Platten, Lamellen, etwa von der Form einer Messerklinge, welche radial gegen den Rand des Hutes divergiren bei den Agaricini; oder mit dem Hutrande concentrisch verlaufen bei der Gattung Cyclomyces; bei den Polyporei endlich netzförmig verbundene Falten oder Platten, welche entweder niedrig bleiben (Merulius, Favolus), oder zu so bedeutender Höhe heranwachsen, dass die Maschen zu relativ engen, langen Röhren (Tubuli, pori) werden, welche seitlich miteinander verbunden und auf ihrer Innenfläche vom Hymenium bekleidet sind (Polyporus, Boletus). Auch zwischen diesen, in den Extremen höchst characteristischen Formen ist an intermediären kein Mangel. Mehr oder minder zahlreiche Querverbindungen zwischen Lamellen oder Zähnen können eine Species oder selbst verschiedene Individuen derselben Species zweifelhaft an die Grenze zwischen Agaricinen und Polyporeen, zwischen Hydneen und Polyporeen u. s. w. stellen. Die Genera Irpex, Lenzites, Daedalea, Cantharellus etc. liefern hierfür zahlreiche, in der descriptiven Litteratur nachzusehende Beispiele.

In den weitaus meisten Fällen erfolgt der Aufbau aller dieser Fruchtkörper durch randwärts, resp. scheitelwärts progressives Wachsthum eines primordialen Hyphenbündels. Intercalare Orte länger andauernden oder neu anhebenden Wachsens mögen dabei vorkommen, was übrigens unentschieden ist. Die im allgemeinen Theile (S. 53 ff.) beschriebenen Beispiele für progressives Wachsthum von Fruchtkörpern betreffen zumeist Hymenomyceten, es mag daher hier auf sie verwiesen werden. Für die Fälle, wo die Hymenialfläche Vorsprünge hat, ist hier allgemein hinzuzufügen, dass diese über die ganze Ausdehnung der Fläche durchschnittlich gleiche Gestalt, speciell Breite, und Entfernung von einander erhalten. In dem Maasse, als die Peripherie eines Fächers oder Hutes wächst, muss daher die absolute Zahl der Vorsprünge vermehrt werden. Bei radial gegen den Rand divergirenden Lamellen geschieht dieses entweder durch gabelige Verzweigung der früher vorhandenen, z. B. Cantharellus, Daedalea, Lenzites spec., oder alle einmal vorhandenen Lamellen wachsen einfach radial randwärts weiter und zwischen ihnen treten neue hervor von dem Punkte ab, wo die Entfernung jener ein bestimmtes Maass überschreitet; so bei den meisten Agaricinen. Hymenialflächen dieser Art erhalten daher successive Lamellen, welche ihrer ersten Anlegung entsprechend vom Rande aus theils bis zur Insertionsstelle des Hutes reichen, theils in verschiedener Entfernung von dieser auf der Hutfläche aufhören;

man kann dieselben kurz Lamellen verschiedener, successiver Ordnungen nennen.

Der einzelne Hymenialvorsprung, also z. B. Lamelle, Stachel etc., tritt über das betreffende, in seiner ersten Jugend allerdings immer glatte Hymenialflächenstück hervor in Folge des im Vergleich mit dem der Interstitien stärkeren zur Fläche senkrechten Wachsthums der Hyphen, welche ihn aufbauen. Einmal angelegt, wächst der einzelne Vorsprung auch in der zur Fläche senkrechten Richtung randwärts fortschreitend. Bei den vielen vergänglichen Formen sind diese Wachsthumserscheinungen rasch beendigt, bei den langlebigen können dieselben, mit periodischem Wechsel von Stillstand und Wiederaufnahme, Jahre lang andauern. Vgl. S. 60.

Auf die bei vielen, zumal raschwüchsigen Hutformen nach Lebensalter alternirende Epi- und Hyponastie, die hiernach anfänglich vorhandene Einrollung des Hutrandes oder Anlegung der Hymenialfläche an den Stiel und schliessliche Aus- und Aufspannung des Hutes wurde schon im allgemeinen Theile (S. 59) aufmerksam gemacht.

Die Hymenomyceten mit Fruchtkörpern der beschriebenen rein marginal oder apical progressiven Wuchsform sind gymnocarpe genannt worden, weil das Hymenium von Anfang an an der freien Fläche liegt, nicht von einem besonderen Hüllorgan bedeckt, wenn auch in der Jugend durch benachbart entspringende Haare und durch die epinastischen Krümmungen geschützt ist.

§ 86. Zahlreiche Agaricinen und manche Boleti zeigen von den gymnocarpen dagegen die Verschiedenheit, dass bei ihnen das Wachsthum des gestielten Hutes, oder eines Theiles desselben, innerhalb einer besonderen Umhüllung vor sich geht. Dieselbe ist von Persoon Involucrum, von Fries mit dem jetzt allgemein recipirten Ausdruck Velum, Schleier benannt worden.

Mit der Aufspannung des Hutes wird das Velum zerrissen; oft, aber nicht immer in der Form, dass ein Theil desselben als eine ringförmige Krause, Ring, annulus, am Stiele zurückbleibt.

Das Velum tritt in zwei Hauptformen auf, nämlich erstens als eine Haut, welche vom Hutrand in die Stieloberfläche verläuft, also nicht viel mehr als die Hymenialfläche umschliesst, die übrigen Theile aber frei lässt. Man kann es in diesen Fällen Randschleier nennen, Fries nennt es Velum partiale (Fig. 132). Zweitens als ein den ganzen Träger vom Grunde aus umschliessender Sack, aus dessen aufreissendem Scheitel der Hut erst bei seiner Entfaltung hervortritt, Velum universale, Volva (vgl. unten, Fig. 135).

1. Für die Entwickelung der mit Randschleier allein versehenen Formen sind folgende Besonderheiten durch die Beobachtung festgestellt. Bis zur Anlegung des Hutes auf dem Scheitel des Stielprimordiums sind die Erscheinungen wesentlich die gleichen wie bei den gymnocarpen Formen (vgl. Fig. 24, *a*, S. 58). Der ganze Hutanfang wird durch eine an seiner künftigen Hymenialfläche herlaufende quere Ringfurche von dem Stiele abgegrenzt. Dann aber treiben die oberflächlichen Hyphenschichten des Stiels und des jungen Hutes von den Rändern der Ringfurche aus zahlreiche Zweige gegeneinander; diese vereinigen sich zu einem dichten Geflechte, welches die Furche überbrückt und als Randschleier nach aussen verschliesst (Fig. 133). Aus den inneren,

also der Furche genäherten Hyphenschichten der Anlage bildet sich dann der Körper des Hutes weiter, wesentlich durch das gleiche, randwärts progressive

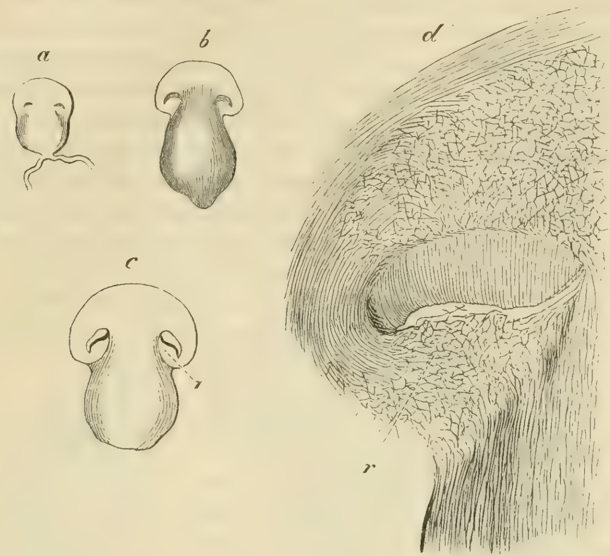


Fig. 132.

und alternirend epi- und hyponastische Wachsthum wie bei den unbeschleierten Formen. Das Velum sammt dem von ihm mitumschlossenen Abschnitte des Stiels folgt durch intercalares Wachsthum der Flächenzunahme des Hutes, bis die hyponastische Aufspannung dieses eintritt.

Das Velum ist also in diesen Fällen eine, eine Zeit lang intercalar mitwachsende, in den Hutrand übergehende Fortsetzung der äussersten Zellreihen des Stiels, wie Bonorden sagte, und umgekehrt, eine in die Stieloberfläche übergehende Fortsetzung der äussersten Huthyphen, es setzt sich zusammen aus Hyphen des angegebenen zweifachen Ursprungs. Im Einzelfalle wird sich

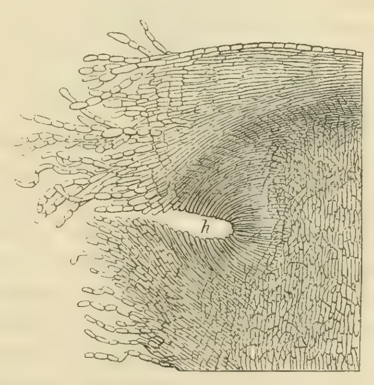


Fig. 133.

Fig. 132. Agaricus campestris L. *a—c* Drei Entwickelungsstadien des Hutes, radialer, senkrechter Längsschnitt, wenig über natürl. Grösse (*a* war 6 mm, *b* 16 mm lang). Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *d* Dünner Schnitt von *b*, vergrössert, den Verlauf der Hyphen anzeigend (nach stärkerer Vergr. halbschematisch). *r* Velum (Ring).

Fig. 133. Agaricus melleus. Hälfte eines dünnen medianen Längsschnitts durch einen jungen Hut vor Schluss des Velums. *h* Die oben von der Anlage des Hymenium, im übrigen von dem in Entwickelung begriffenen Velum begrenzte Ringfurche zwischen Hut und Stiel. Vergrössert. Nach R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume, Taf. II.

das concrete Bild verschieden gestalten, je nachdem die Anlegung des Velum in einem etwas späteren oder früheren Entwickelungsstadium beginnt und, im Zusammenhang hiermit, die bei seiner Bildung betheiligten, vom Hut abwärts gehenden Hyphen entfernter oder näher an der Hutmitte enspringen, die vom Stiel aufwärts gehenden dagegen mehr oder weniger bis zum Hutscheitel hinaufreichen; je nachdem ferner, in Folge der speciellen Localisirung der Epinastie Rand und Hymenialvorsprünge des Hutes dem Stiele fest anliegen oder mehr oder minder von ihm abstehen. Die beobachteten extremen Fälle sind einerseits Coprinus lagopus [1]), andererseits Agaricus melleus [2]). Bei ersteren ragen schon beim ersten Beginn der Hutanlegung die peripherischen Stielhyphen bis zum Scheitel des jungen Körpers empor und von der ganzen Aussenfläche des jungen Hutes, mit Ausnahme des äussersten Scheitels streichen Hyphen hinab, um sich mit jenen der Stielperipherie zum Velum zu verschränken. Rand und Lamellenschneiden des Hutes liegen ferner bis zur hyponastischen Aufspannung dem Stiele fest an, so dass das Velum nur eine minimal enge Spalte zu überspannen hat.

Bei Agaricus melleus beginnt die erste Bildung des Velum relativ spät, wenn die Hutanlage vom Stiel schon durch eine tiefe Ringfurche abgegrenzt ist. Nur die Aussenhyphen des Hutrandes und die die Furche unten begrenzenden des Stieles betheiligen sich bei derselben. Ferner steht der Hutrand von der Oberfläche des Stieles immer weit, fast rechtwinklig, ab, das Velum überspannt daher von Anfang an eine relativ breite Rinne und wächst mit der Grössenzunahme des Hutes zu einem bei stärkeren Exemplaren über 1 cm breiten Kragen heran. Die meisten partiellen Vela sind dem des A. melleus ähnlich gestaltet, so dass die Fig. 132 von Agaricus (Armillaria) campestris zur Veranschaulichung des Gesagten dienen kann. Ueber ihre erste Entstehung wird unten noch eine Bemerkung folgen. Fig. 134 zeigt die Erscheinungen der meisten Coprinus-Arten in nicht mehr ganz jugendlichem und in späteren Entwickelungsstadien.

Das Mitwachsen des Velum dauert in allen diesen Fällen bis zur hyponastischen Hutaufspannung. Mit dieser wird es zerrissen und zwar in verschiedener Form. Bei den meisten Coprinus-Arten spaltet es in der Richtung der Stieloberfläche glatt durch, ohne weder hier noch am Hutrande eine auffallende Spur zurückzulassen. In anderen Fällen (z. B. Hypholoma, Cortinarius) trennt es sich am Stiele ab und bleibt dem Hutrande anhängen, als eine meist in unregelmässige vergängliche Fetzen zerreissende Haut, Schleier, velum im engeren Sinne von Persoon, Vorhang, Cortina von Fries genannt. Drittens erfolgt die Trennung am Hutrande, das Velum bleibt am Stiele sitzen als in die Oberfläche dieses abwärts verlaufender Ring, annulus, annulus inferus; so bei dem beschriebenen A. (Armillaria) melleus, A. (Psalliota) campestris u. v. a.

Bei Coprinus ephemeroides [3]) endlich wachsen vom Hutrande absteigende

1) Brefeld, Schimmelpilze III, Taf. VII.

2) R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume, Taf. 2.

3) Brefeld, Schimmelpilze VI.

Velumhyphen zuerst zwischen die vom Stiel aufsteigenden, während Hutrand und Lamellen dem Stiele fest anliegen, wie bei den anderen Species der Gattung (vgl. Fig. 134). Wenn die Streckung des oberen Stielstückes und die Aufspannung des Hutes beginnen, so wird zuerst, in Folge jener Streckung, das Velum von seinem Ansatz an dem Stiel losgerissen und, mit dem diesem noch anliegenden Hutrand in Verbindung bleibend, in die Höhe gehoben. Wenn dann die Aufspannung des Hutes beginnt, so trennt es sich von dem Rande dieses los, und bleibt am Stiele zurück, diesen umscheidend als nach oben verbreiterter Ring, der aber hier, in Folge der ersten Lostrennung verschiebbar ist: annulus mobilis.

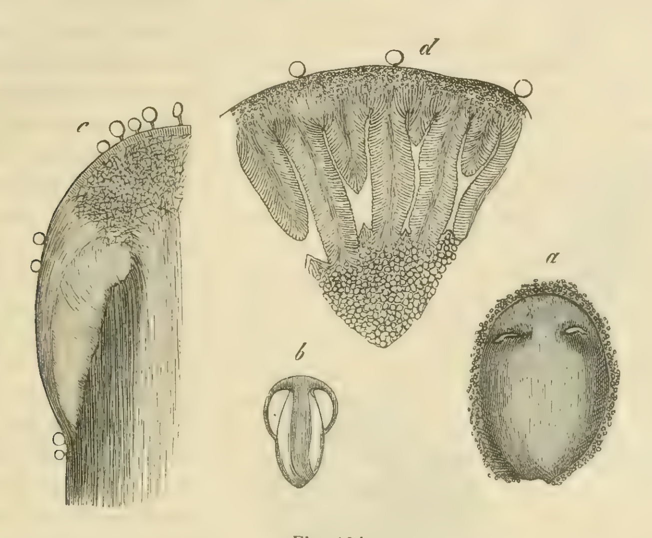


Fig. 134.

2. Bei den mit einer Volva versehenen Formen der Gruppen Amanita und Volvaria, ist die Hutentwicklung eine von den übrigen Hymenomyceten wesentlich verschiedene, wenigstens soweit meine älteren und Brefelds neue Beobachtungen an Amaniten reichen. Der Fruchtkörper stellt hier in der ersten Jugend ein am Mycelium erwachsenes Knöllchen dar, welches aus gleichförmigem fortbildungsfähigem Hyphengeflechte besteht. Dieses wächst, und zwar in allen seinen Theilen, nicht einseitig-progressiv zur nussgrossen oder noch grössern Knolle heran, und in seinem Innern werden hierbei Stiel, Hut, Lamellen angelegt durch Gewebedifferenzirung, gleichsam herausmodellirt aus der ursprünglich homogenen Grundmasse. Die jüngsten, etwas über 1 mm grossen rundlichen Knöllchen, welche Brefeld bei Amanita muscaria

Fig. 134. Coprinus micaceus Fr. *a* 2 mm langes, junges Exemplar. Radialer Längsschn. Ringfurche unter der künftigen Hymenialfläche, aussen durch das Velum überbrückt. (Schwach vergr.). *b* 3,5 mm langes Exemplar, radialer Längsschnitt, schwach vergr. *c* Dünner radialer Längsschnitt durch ein noch etwas jüngeres Exemplar als *b*; *d* Querschnitt durch die Mitte des Hutes desselben. *d* 90mal, *c* etwas weniger vergr.

gefunden hat, sind dichte Geflechte von Hyphen, die in dem grösseren Theile der Knolle aus dünnen, cylindrischen und einzelnen blasig angeschwollenen Zellen bestehen. Nur in einem kleinen peripherischen Abschnitte, welcher nach seiner Orientirung zum Substrat der Scheitel genannt sei, ist das Hyphengeflecht ausschliesslich dünn- und zartfädig, seine Elemente augenscheinlich in lebhafter Verzweigung begriffen. Diese Scheitelpartie ist die primordiale Anlage des Hutes, des grössten Theils des Stiels, und der den Hutscheitel bedeckenden Volva. Das Uebrige ist die junge, stets knollig geschwollen bleibende, daher **Bulbus** genannte Stielbasis. Knöllchen von etwa der doppelten Grösse zeigen auf dem medianen Längsschnitt das Gewebe der Scheitelregion gesondert in eine peripherische vielschichtige Lage: die Volva; und einen von diesen lückenlos umschlossenen stumpf conischen Körper: Primordium von Hut und Stiel. Beide, sowohl das Primordium als die Volva verlieren sich nach unten in den Bulbus. In dem nächsten Stadium erscheint auf dem Scheitel des Primordiums, bedeckt von der Volva, die flach schirmförmige Anlage des Hutes, getragen von einem breit und kurz conischen Stielprimordium (Fig. 135 *a*).

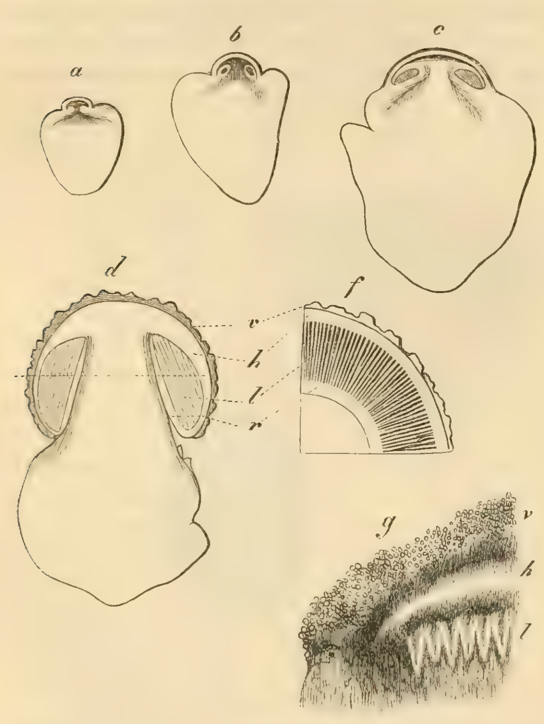


Fig. 135.

Anfänglich hebt sich nur die Hutoberfläche scharf gezeichnet von der Volva ab; dann erscheint die Anlage der Hymenialschicht oder der Lamellen, in der Gesammtform eines unter der Hutoberfläche stehenden, von dieser durch eine Gewebschicht, den künftigen Hutkörper, getrennten schmalen Ringes (*b*, *c*). Hiermit sind alle Haupt-Regionen angelegt; das ganze Knöllchen hat eine Grösse von 10—20 mm erreicht, unregelmässig ovale Form, an dem Scheitel-

Fig. 135. Amanita rubescens Fr. *a—d* radiale Längsschnitte durch Fruchtkörper verschiedenen Alters, kaum vergr. (*a* war 9 mm lang u. s. f.), Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *d* kleines, fast fertiges Exemplar. *f* Querschnitt durch *d*, in der Richtung der punctirten Linie. *g* dünner tangentialer Längsschnitt durch die Hut- und Lamellenanlage von *b*, schwach vergr. Von der Volva ist nur die innere Portion erhalten. In allen Figuren bedeutet *v* Volva, *r* Ring, Armilla, *h* Hutsubstanz, *l* Lamellen.

ende eine tiefe wulstig umrandete Einsenkung, in deren Mitte die Hutanlage mit der Volva eine regelmässig polsterförmige Vorragung bildet. Alle die erwähnten Theile erscheinen auf den Durchschnitten, am besten dem medianen Längschnitt, successiv scharf gezeichnet, keiner aber mit distincten, durch eine wenn auch noch so kleine Lücke begrenzten Rändern. Die Zeichnung kommt vielmehr nur dadurch zu Stande, dass an den verschiedenen Orten das Gefüge ein verschiedenes ist: Hymeniumanlage, Hutoberfläche und ein von dieser aus senkrecht in die Mitte des Stiels verlaufender Streif, sind dünnfädig und in den Interstitien des Geflechts frei von Luft oder arm daran, sie heben sich hierdurch, wässerig durchscheinend, von der Umgebung ab, welche durch weitere lufthaltige Interstitien weisse Farbe hat und zwischen den schmal cylindrischen Elementen blasig anschwellende Hyphenglieder. Treibt man die Luft aus, so schwindet jede scharfe Begrenzung. Von der oben kurz erwähnten Hymenialschicht ist noch besonders hervorzuheben, dass sie vom ersten Sichtbarwerden an in die künftigen Lamellen gesondert erscheint: Gewebeplatten, welche von der Innenfläche des Hutkörpers zur Aussenfläche des Stiels ausgespannt sind. Brefeld fand bei A. muscaria zwischen je 2 Platten immer nur eine enge lufthaltige Lücke; nach Woronins und meinen, vorzugsweise an A. rubescens angestellten älteren Untersuchungen liegt an diesem Orte, wie tangentiale Längsschnitte zeigen, ursprünglich eine schmale Platte lufthaltigen Gewebes, welches nicht weiter mitwächst, sondern beim ferneren Wachsthum schwindet und hierdurch die Abgrenzung der Lamellenflächen von einander zur Vollendung kommen lässt (Fig. 135, *g*). Möglich, dass diese unbedeutende Controverse in specifischen Differenzen ihren Grund hat. Unbestritten ist aber, dass die Anlagen der Lamellen einer Schneide entbehren; ihr stielsichtiger Längsrand geht in das Gewebe der Stieloberfläche ebenso continuirlich über wie der hutwärts sehende in die Hutsubstanz.

Auf die Anlegung sämmtlicher Haupttheile folgt nun ein gemeinschaftliches starkes Wachsen derselben, und zwar sind dabei von jetzt ab, im Gegensatz zu den bisherigen Stadien, Hut und Stiel gegen den Bulbus gewaltig bevorzugt. Der über dem Bulbus stehende Theil des Stiels, bisher eine niedrige, von der Hymeniumanlage umringte Scheibe, wächst heran zu einem mächtigen, scheitelwärts wenig conisch verjüngten Körper; und das Wachsthum von Hut- und Hymeniumanlage hält hiermit derart Schritt, dass die beschriebene Verbindung der Lamellen mit der Stieloberfläche bestehen bleibt, der Hut in randwärts progressiver Richtung an Flächenausdehnung, die ersten angelegten Lamellen in derselben Richtung entsprechend an radialer Länge, in stielwärts progressiver auch an Breite zunehmen. Die Breitenzunahme ist dabei relativ schwach, derart, dass der Randtheil des Hutes mässig gewölbt, in der Richtung der Stieloberfläche (epinastisch) hinab gekrümmt wird (vgl. Fig. 135, *d*). In dem Maasse endlich als durch das beschriebene Wachsthum die gesammte Hymenialfläche randwärts breiter wird, entstehen zwischen den erstangelegten neue Lamellen, welche sich von jenen nur dadurch unterscheiden, dass sie mit ihrem dem Hutscheitel zugekehrten Rande diesen nicht erreichen, während sie sich mit dem Hutrande verlängern; sie hören scheitelwärts um so eher auf, je später ihre Bildung begonnen hat. All dieses randwärts progressive Wachsthum von

Hut und Lamellen geht seiner Richtung nach den gleichen Gang wie bei den übrigen Agaricinen. Es unterscheidet sich aber von diesen dadurch, dass es nicht an freien, resp. wenigstens durch Lücken begrenzten Rändern erfolgt; die verschiedenen Ränder grenzen vielmehr an undifferenzirtes, seinerseits intercalar wachsendes Hyphengeflecht, sie gehen ohne deutliche Grenze in dieses über, und an der Uebergangszone erstreckt sich die Differenzirung fortschreitend über immer neue zugewachsene Abschnitte jenes Geflechts.

Zuletzt erreichen diese Wachsthums- und Differenzirungsprocesse ihre Grenze, es erfolgt die definitive Ausbildung aller Theile, die letzte, acropetal fortschreitende Streckung des schliesslich stattlichen cylindrischen Stiels und die hyponastische Ausspannung des Hutes — Erscheinungen, welche in den Hauptzügen wiederum den gleichen Gang einhalten wie bei den oben beschriebenen Formen. Nur eine Besonderheit ist bei den in Rede stehenden Amaniten noch vorhanden, die peripherische Schicht des Stiels in welche die Lamellenscheiden verlaufen, eine dicke, locker filzige Gewebeschicht, nimmt an der Streckung des von ihr umringten inneren Stielabschnittes keinen Antheil. Während diese Streckung erfolgt, löst sie sich vielmehr von der Stieloberfläche überall ab, bis auf eine bleibende Verbindung an der Hutinsertion (vgl. Fig. 135, *d*); sie bleibt ferner zunächst in Verbindung mit den Lamellenschneiden, und zwar derart, dass sie als eine zusammenhängende Haut die ganze Hymenialfläche bis zum Hutrand überspannt. Mit fortschreitender Aufspannung des Hutes wird die Verbindung, vom Hutrand beginnend, getrennt, bis zuletzt die ganze Haut nur noch am obersten Ende des Stiels befestigt, von diesem herabhängt, in Form einer abwärts conisch verbreiterten, den frühern Ansatzstellen der Lamellen entsprechend zart fältelig gestreiften Krause, welche Annulus superus oder Manchette, Armilla genannt wird.

Was endlich die Volva betrifft, so folgt sie dem Hutwachsthum langsam, theils durch Grössenzunahme, theils wohl auch eine Zeitlang durch wenig ausgiebige Neubildung von Zellen. Dieses Wachsen dauert am längsten in den inneren, der Hutfläche aufsitzenden Schichten, die äussern, früher zu wachsen aufhörenden werden dementsprechend eingerissen und zerklüftet. Zuletzt steht es still; mit dem Beginn der intensiven Stielstreckung wird die Volva zerrissen, an der Grenze von Hutrand und Bulbus ringsum, über dem Hutscheitel in jene eckigen Stücke zerklüftet, welche dem reifen Hute des Fliegenschwammes als weisse Warzen lose aufsitzen.

Amanita vaginata und Volvaria-Formen scheinen sich, nach den wenigen vorliegenden Daten, den soeben beschriebenen in der Entwicklung gleich oder sehr ähnlich zu verhalten, jedoch mit dem Unterschiede dass die Bildung einer Armilla unterbleibt, Lamellen und Hutrand sich bei der Aufspannung glatt vom Stiele trennen, und dass die Volva am Scheitel aufreisst und als zusammenhängender, lappig-geöffneter Sack am Grunde des gestreckten Stiels stehen bleibt.

Zu dieser Darstellung seien nachfolgende erläuternde Bemerkungen hinzugefügt.

1. Die im Vorstehenden gegebene Darstellung der Entwickelung mit Randschleier versehener Formen gründet sich, soweit sie von meinen früheren Angaben abweicht,

hauptsächlich auf die von Hartig und Brefeld gefundenen Thatsachen. Sie ist von der Auffassung dieser Thatsachen, welche Brefeld ausspricht, darin verschieden, dass sie den Coprini, wie C. stercorarius, lagopus nur den Randschleier zuerkennt, während diese nach Brefeld eine Volva haben sollen wie sie Amanita besitzt. Diese Meinungsdifferenz hat ihren Grund in der oben unerwähnt gebliebenen Thatsache, dass der Hutscheitel der genannten Formen bedeckt wird durch Haarbildungen, mit welchen die Hyphen des Randschleiers sich verschränken und verflechten, derart, dass beiderlei Theile miteinander einen dichten Ueberzug der jungen Hutanlage bilden, und dass ferner bei manchen Formen auch das Velum selbst und die junge Stieloberfläche mit ebensolchem Haarüberzug bedeckt werden. Die Haare beginnen ihre Entwickelung schon in dem frühesten Stadium der Hutanlegung; an etiolirten Exemplaren[1]) schon auf dem Scheitel des Primordiums, bevor oder ohne dass das Abwärtswachsen der den Hutrand aufbauenden Hyphen stattfindet. Sie wachsen und vermehren sich vom Hute aus, d. h. die Glieder der Zellreihen aus denen sie bestehen entwickeln sich in gegen die künftige definitive Hutoberfläche fortschreitender Folge, von dieser aus werden successive neue Glieder den vorhandenen Haaren zugefügt und neue Haare zwischen die erstvorhandenen eingeschoben. Dazu kommt in manchen Fällen die Formähnlichkeit zwischen den Haaren des Hutes, den Bestandtheilen des Velum und der Stielbekleidung. Alle sind in der Jugend cylindrische Hyphen; alle können diese Gestalt zeitlebens behalten, z. B. Coprinus lagopus (Brefeld, Taf. VII); oder aber die einzelnen Gliederzellen schwellen mit der Fertigbildung zu runden Blasen an, das Haar erhält also rosenkranzförmige Gestalt und zerfällt in seine Einzelglieder in dem Maasse als diese alt werden. Ein so beschaffener abschülfernder Haarüberzug bekleidet aber sowohl Hut, als Velum, als Stiel, z. B. bei C. ephemeroides, micaceus. Der Haarüberzug hört endlich vor Aufspannung des Hutes und letzter Streckung des Stiels meist zu wachsen auf und wird durch diese Processe je nach Species verschieden zersprengt und zerrissen und von dem mehr oder minder scharf abgegrenzten persistenteren Gewebe der definitiven Hutoberfläche abgestossen. Alles das sind Erscheinungen welche an jene von der Volva von Amanita erinnern. Auch kann ja hier ein Unterschied zwischen Haaren und Hyphen nicht mit Schärfe gezogen werden. Das gilt aber für Pilzkörper überhaupt, wo man bei denselben von Haaren redet handelt es sich immer um Hyphentheile besonderer Gestaltung und Anordnung. Die peripherischen Elemente der Amanitaarten könnte man nöthigenfalls auch Haare nennen. Entscheidend für die oben gegebene Darstellung scheint mir aber die in Obigem geschilderte Differenz in der ersten Anlegung zu sein. Bei Coprinus ist der Hutscheitel zuerst da, dann sprossen von ihm die Haare aus; Brefeld's Figuren von Copr. lagopus zeigen dies klar, und höchst augenfällig wird es, wenn wie bei Copr. stercorarius die Haare der Hutfläche eine ganz andere Gestalt behalten als jene von Stiel und Randschleier (Brefeld, Taf. II, Fig. 2—4 u.a.). Bei Amanita dagegen spalten sich die in Frage kommenden Theile in dem zuerst vorhandenen gleichförmigen compacten primordialen Hyphengeflecht durch Differenzirung, d. h. differente Weiterausbildung von einander ab. An diesem Unterschied wird dadurch nichts geändert, dass der Effect, auch der Nutzeffect wenn solcher Ausdruck gestattet ist, in beiden Fällen der gleiche ist, nämlich die Bildung einer den jungen wachsenden Hut schützenden Umhüllung. Noch weniger wird daran geändert durch Brefeld's Erwägung: warum sich der Hut von C. lagopus den Luxus erlauben sollte Haare zu bilden von denen er nichts hat als die Schwierigkeit sie wieder los zu werden. Denn die Lage bleibt ja in dieser Beziehung die gleiche wenn man statt Haare Volva sagt oder wenn wirklich eine Volva da ist; und in endlos zahlreichen Fällen sind ja nicht nur auf Pilzhüten, sondern auf allen möglichen Pflanzentheilen Haare, oft dichter Haarfilz während bestimmter Jugendzeit vorhanden, als schützende Bedeckung, welche mit oder vor der Entfaltung abgeworfen wird.

2. Für Amanita ergänzen sich Brefeld's und meine alten Angaben gegenseitig und ohne wichtige Meinungsdifferenzen. Was hier über die erste Sonderung von Hut und Volva direct beobachtet ist, würde für sich allein nicht hinreichen die hervorgehobene

---

1) Brefeld, l. c. Taf. IV, Fig. 2.

scharfe Verschiedenheit von den Formen mit Randschleier ganz sicher zu begründen; es wäre immer noch möglich dass die Volva ähnlich entstände wie die Umhüllung bei obigen Coprini oder Agaricus melleus, und dass das gegentheilige Resultat seinen Grund hätte in den für feine Untersuchung ungünstigen Eigenschaften des spärlichen disponibeln Materials, welches im Waldboden zusammengesucht werden muss. Dass hier aber wirklich andere Processe stattfinden geht mit Sicherheit hervor aus der Entwickelung der Lamellen, für welche es bei weitem weniger schwierig ist die geeigneten Materialien und Präparate zu erhalten. Im Anschluss an die durch diese festgestellten Thatsachen lässt der Augenschein auch an der vorgetragenen Ansicht über die erste Abspaltung der Volva kaum einen Zweifel.

3. Das in dem aufgespannten Hute vorliegende Endresultat der Entwickelung ist bei den rein gymnocarpen, den mit Randschleier und den mit Volva versehenen Formen immer das gleiche. Es ist nach dieser Thatsache schon wahrscheinlich, dass in der immensen Reihe der Agaricinen auch Intermediärformen vorkommen, welche einen Uebergang zwischen den hervorgehobenen drei Typen vermitteln. Diese Vermuthung erhält schon durch die Vergleichung der oben besprochenen Formen eine Stütze; der mit einem Randschleier versehene Ag. melleus steht den gymnocarpen Formen näher als die dicht umhüllten Coprini; letztere nähern sich durch die Qualitäten der Umhüllung mehr den Amaniten, allerdings unbeschadet der urgirten Differenz. Ausgedehntere eingehende Untersuchungen werden voraussichtlich die Uebergangsreihen vervollständigen. Nach meinen früheren Angaben wäre eine weitere Intermediärerscheinung bei Formen mit Randschleier vorhanden, indem der Fruchtkörper zuerst ein undifferenzirtes Knöllchen darstellte wie bei Amanita, dann, an dem künftigen obern Stielende, im Innern eine enge luftführende Lücke, von der Gestalt einer horizontal liegenden ringförmigen Spalte aufträte; was oberhalb dieser Spalte liegt würde zum Hut, was unterhalb zum Stiel und was sie nach aussen begrenzt zum Randschleier. Das fernere Wachsthum ist dann jenes der beschriebenen mit letzterm versehenen Formen. Soweit sich diese Angaben auf Coprinus bezogen, haben sie sich durch Brefeld's Untersuchungen als unrichtig erwiesen, die meinigen hatten die jüngsten Entwickelungsstadien nicht gehörig berücksichtigt. Auch für Agaricus campestris und praecox will ich sie nicht gerade aufrecht erhalten, sondern gern zugeben dass die Erscheinungen hier überall die gleichen sind wie bei Ag. melleus, und die erste Ueberbrückung der ursprünglich freien Hymenialfläche durch den Randschleier auch hier übersehen worden ist. Immerhin wäre die Sache noch nachzusehen. Ich führe jene alten Angaben aber hauptsächlich an, um anzudeuten, wie man sich etwa die Intermediärerscheinungen zwischen Amanita und den Randschleierformen, die Combinationen von Differenzirungen mit nachherigem progressivem Wachsthum freier, durch Lücken begrenzter Hut- und Lamellenränder vorstellen kann.

4. Mit den Vorbehalten für Einzelfälle, die sich aus dem soeben Gesagten ergeben, ordnen sich jedenfalls alle, oder so gut wie alle erwähnten beschleierten Formen unter die im Texte hingestellten Haupttypen. Auch die Entstehung von Besonderheiten wie des Annulus mobilis kann in den relativ seltenen Fällen wo sie vorkommt (z. B. Ag. Lepiota procerus) kaum eine andere sein als bei Copr. ephemeroides.

Bezüglich des Vorkommens oder Fehlens der Volva bei den einzelnen Species resp. Gruppen ist auf die beschreibende Litteratur zu verweisen. Die Volva kommt, wie es scheint, nur den genannten Gruppen Amanita und Volvaria zu, und dem sonderbaren, noch der Untersuchung bedürftigen Montagnites, einer im erwachsenen Zustande durch den Mangel des eigentlichen Hutes unterschiedenen Agaricinenform. Die Lamellen entspringen hier strahlig rings um das obere, etwas verbreiterte Ende eines aus einer Volva hervortretenden cylindrischen Stiels[1]).

Beispiele für den Randschleier sind die beschriebenen Coprini, die Agaricinen-Gruppen Lepiota, Armillaria, Pholiota, Hypholoma, Psalliota etc. und Boletus luteus, elegans und ihre nächsten Verwandten. Rein gymnocarp sind, soweit ersichtlich, alle nicht zu den Agaricinen gehörigen Formen, von den Agaricinen die nicht fleischi-

1) Corda, Icon. VI, Tab. XX; Explor. sc. d'Alger. t. 21.

gen Formen und die fleischigen aus den Abtheilungen Mycena, Clitocybe, Omphalia, Pleurotus, Paxillus, Gomphidius, Lactarius, Russula, Cantharellus, Nyctalis. Noch andere derzeit unterschiedene Gruppen oder Genera umfassen theils gymnocarpe theils mit Randschleier versehene Formen. Schon die Gruppe des Boletus luteus ist hierfür ein Beispiel. Unter den sonst so sehr übereinstimmenden Coprini unterscheidet sich, nach Brefeld's Untersuchung, C. ephemerus von den oben beschriebenen Arten durch den gänz- Mangel des Velum sowohl als auch der dichten Haarbekleidung; statt letzterer sind nur kurze, zerstreute, conisch-cylindrische Haare auf Hut- und Stieloberfläche vorhanden.

Von der Section Collybia ist ein Theil, wie A. dryophilus, tuberosus, cirrhatus gymnocarp, während nach Hoffmann's Angabe andere, wie velutipes und fusipes Randschleier besitzen. Aehnliche Differenzen scheinen unter den Cortinarii, Hygrophori u. a. vorzukommen. An einer allseitig sicheren Kenntniss aller dieser Verhältnisse, speciell der Sichtung der verschiedenartigen, im Laufe der Zeit als Schleier beschriebenen Bildungen fehlt es übrigens auch jetzt noch, dieselben sind daher heute wie vor 20 Jahren, gründlicherer Durcharbeitung zu empfehlen.

§. 87. Der Bau der fertigen Fruchtkörper, abgesehen von der nachher besonders zu besprechenden Hymenialschicht — bleibt bei wohl allen nicht fleischigen und vielen fleischigen Formen ein »fädiger«. Alsdann gelten für denselben die oben §. 13, S. 60 angegebenen allgemeinen Regeln, Ausnahmen und Einzelheiten sind in der Speciallitteratur, sowohl in der beschreibenden, als in Hoffmann's, R. Hartigs und Brefeld's anatomischen Arbeiten nachzusehen. Die meisten Tremellinen sind dadurch ausgezeichnet, dass ihr ganzer Körper, höchstens mit Ausnahme einer dünnen Corticalschicht aus Gallertgewebe, von oft hochgradigster Quellbarkeit besteht. Vgl. oben S. 10, 13. —

Von den fleischigen Formen sind manche durch theilweise pseudoparenchymatischen Bau ausgezeichnet, zu welchem noch andere, besondere Erscheinungen hinzukommen können. Die characteristische Zusammensetzung fast aller Theile der Amaniten aus dünnen verworrenen Hyphen und blasig angeschwollenen Zellen — diese ebenfalls Hyphenglieder — wurde schon oben erwähnt. Auch die Volva nimmt diesen Bau an; sie differenzirt sich hierdurch von der Hutoberfläche, welche dicht- und feinfädig bleibt, bei A. muscaria die Eigenschaften von Gallertfilz annehmend. Weitere Beispiele einer von der einfachen Hyphenfaserung abweichenden Baues sind die Agaricinengruppen Russula Fr. und Lactarius Fr., deren Beschreibung hier reproducirt werden mag.

Die Fruchtträger dieser Pilze sind runde, schirmförmige Hüte mit centralem, dickem Stiel und von fest fleischiger Consistenz.

Durchschnitte nach verschiedenen Richtungen durch Hut und Stiel der Russulae geführt (bei R. integra und R. olivacea von Bonorden, bei R. integra Fr. pileo rubro und R. adusta P. von mir untersucht) zeigen, mit Ausnahme der äussersten, aus dichtem, dünnfädigem, manchmal (z. B. Hut von R. integra) theilweise gelatinösem Hyphengeflecht gebildeten Oberfläche, überall zweierlei Gewebe; nämlich grosse Gruppen von weiten, wasserhellen, rundlichen Zellen und bandartige Stränge, welche von dünnen, protoplasmareichen, ästigen Hyphen gebildet werden. Die wasserhellen, rundzelligen Gruppen haben im Stiele unregelmässig längliche Gestalt, abgerundete oder zugeschärfte Enden, ihr Längsdurchmesser läuft dem des Stieles parallel. In dem Hutfleisch sind sie rundlich und unregelmässig geordnet. Sie sind allenthalben von den dünnfädigen Platten und Strängen derart umsponnen, dass letztere auf Durchschnitten ein unregelmässiges Netzwerk darstellen, dessen Maschen von dem rundzelligen Gewebe ausgefüllt werden. Die Anordnung der Zellen des letzteren ist in der Mitte des Stieles und im Hut eine anscheinend ordnungslose; gegen die Oberfläche des Stieles hin stehen sie in unregelmässig

horizontalen Reihen resp. Lagen. Die Grösse der ganzen Gruppen sowohl wie ihrer einzelnen Zellen nimmt von der Mitte gegen die Oberfläche des Fruchtträgers hin allmählich ab, die Mächtigkeit der feinfädigen Streifen zu. Die Faserung der letzteren ist im Stiele vorwiegend longitudinal, im Hute ganz ordnungslos. Allenthalben sieht man von ihren Hyphen vereinzelte Aeste in das rundzellige Gewebe eintreten, in diesem sich, unregelmässig verästelt, verbreiten. Genauere Untersuchung zerfaserter Schnitte lässt leicht erkennen, dass die runden Zellen mit den sie umspinnenden und zwischen ihnen verbreiteten Hyphen derart im Zusammenhange stehen, dass sie Glieder bedeutend erweiterter, rosenkranzförmiger Zweige derselben darstellen. Auch fehlt es nicht an Uebergangsformen zwischen den genau runden Zellen und den schmalen cylindrischen Gliedern der eingeflochtenen und umspinnenden Hyphen. Auf letzteren Punkt hat Bonorden zuerst aufmerksam gemacht. Der Zusammenhang und die Entwickelung der beiderlei Gewebe bleiben übrigens noch genauer zu untersuchen.

Der Bau der Milchblätterschwämme ist von Bonorden vorzugsweise bei Lactarius pallidus, von Hoffmann bei L. mitissimus, von mir bei L. subdulcis, chrysorrhoeus und deliciosus untersucht worden. Er ist dem der Russulae insofern gleich, als auch hier Gruppen weiter rundlicher Zellen gleichsam eingesetzt sind in ein Geflecht feiner, cylindrischer Hyphen (Fig. 136). Die Oberflächen- oder Corticalschicht besteht aus letzteren

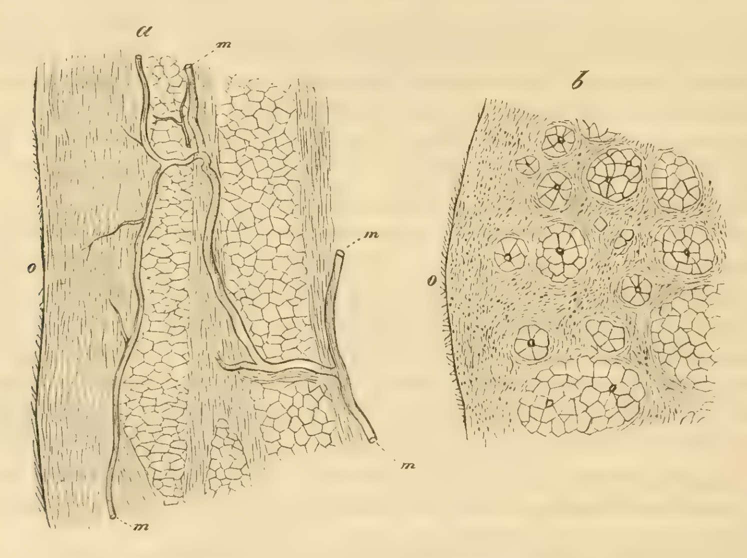


Fig. 136.

allein. Die Gestalt der grosszelligen Gewebegruppen ist eine ähnliche wie bei Russula, nur sind sie in der Regel im Vergleich mit den dünnfädigen Streifen schmäler und schärfer umgrenzt. Im Stiele sind sie oft sehr in die Länge gestreckt und nicht selten in longitudinaler Richtung verzweigt oder mit anderen anastomosirend. Auf Querschnitten, zumal im Stiele, zeigen die Zellen von vielen der grosszelligen Portionen eine ei- oder keilförmige Gestalt und sind, in der Regel zu fünf bis sechs, um ein kleines Mittelfeld so geordnet, dass ihre schmalen Enden gegen letzteres hin convergiren. Sie bilden somit auf dem Querschnitte eine Rosette. Die so geordneten Zellen setzen entweder allein die grosszellige Gruppe zusammen, oder sind von einer bis mehreren unregelmässig concentrischen Schichten rundlicher Zellen umgeben; andere Gruppen zeigen im Querschnitte

Fig. 136. Lactarius subdulcis Fr. Aeussere Region des Stiels. *a* Längsschnitt, *b* Querschnitt. *o* Oberfläche. *m* Milchsaftröhre. Vergr. 90fach.

zwei Rosetten, noch andere endlich von der Rosettenanordnung keine Spur. Das kleine kreisförmige Mittelfeld der Rosetten wird gebildet durch den Querschnitt einer engen, cylindrischen, zartwandigen, wasserhellen Inhalt führenden Hyphe, welche, wie Längsschnitte zeigen, in meist stark geschlängeltem Verlaufe die grosszellige Gewebegruppe der Länge nach durchzieht. In den feinfädigen Gewebestreifen, sowohl dicht neben den grosszelligen Gruppen als von diesen getrennt und niemals in dieselben eintretend verlaufen die für Lactarius characteristischen Milchsaftröhren. Dieselben stellen Röhren dar, welche einen im Vergleich mit den umgebenden Hyphen grossen Durchmesser, eine sehr weiche dehnbare Membran besitzen und mit feinkörnigem, trübem, je nach der Species verschieden gefärbtem, aus dem verletzten Pilze in dicken Tropfen hervorquellendem Milchsafte strotzend angefüllt sind. Der Milchsaft gerinnt durch die Siedhitze und durch Einwirkung von Alkohol. Um den Verlauf seiner Behälter auf Durchschnitten zu untersuchen ist es daher zweckmässig, die Pilze kurze Zeit in Alkohol zu legen; um die Gefässe freizupräpariren, werden die Theile des Pilzes vorher am besten kurze Zeit mit Wasser gekocht. Nach solcher Präparation erkennt man, dass besagte Röhren nach allen Seiten hin zahlreiche starke Aeste absenden, die häufig Hförmige Verbindungen zwischen zwei Hauptstämmen, niemals jedoch, soweit meine Beobachtungen reichen, engmaschige Netzverbindungen bilden. Hier und da entsenden die stärkeren Aeste feine, kurze, in sehr dünne, geschlossene, blinde Enden auslaufende Zweige. Zumal in älteren Exemplaren findet man nicht selten die Milchsaftröhren durch einzelne, weit von einander entfernte Querwände getheilt. Besagte Organe durchziehen das Hyphengeflecht des ganzen Fruchtkörpers, ihre feinen Verzweigungen dringen bis dicht unter die Oberfläche des letzteren.

Vorstehende Darstellung stimmt mit Hoffmann's Angaben in der Hauptsache überein, nur dass Hoffmann statt der geschlängelten Hyphe einen dieser gleichgestalteten Intercellulargang in der Mitte der Rosetten beschreibt. Bei den Arten, welche ich untersucht habe, besonders deutlich bei L. subdulcis und deliciosus, hat besagter Gang unzweifelhaft eigene Wand, welche sogar hier und da von denen der angrenzenden Zellen durch deutliche Intercellularräume getrennt ist. Möglich jedoch, dass bei verschiedenen Arten in dieser Beziehung Unterschiede vorhanden sind. Russula foetens var. lactiflua Corda (Icon. IV, Tab. X) hat jedenfalls einen dem beschriebenen sehr ähnlichen Bau. Worin die Differenzen zwischen Corda's und der obigen Darstellung ihren Grund haben, lasse ich dahin gestellt. Schleiden's Angabe, derzufolge der Milchsaft von Agaricus deliciosus »bestimmt in kleinen Gruppen parenchymatischer Zellen« enthalten ist, entbehrt aller Begründung. Desgleichen die unklare Darstellung bei Kützing (Phil. Bot. I, p. 247).

Es mag hier der Ort sein anzuführen, dass Milchsaft führende Röhren oder langgliederige Hyphen von de Seynes auch in dem sonst gleichförmig faserigen Gewebe des Fruchtträgers von Fistulina hepatica aufgefunden worden sind. Aehnliche Organe, d. h. lange, mit einem dichten, oft glänzenden Inhalt erfüllte Röhren kommen noch manchen anderen fleischigen Schwämmen, zumal Agaricinen, zu (z. B. Agar. praecox, Agar. olearius nach Tulasne). Sie sind noch genauer zu untersuchen.

Bildungen eigenthümlicher Art sind von Hoffmann[1]) auf der Armilla des Fliegenschwammes gefunden, bei verwandten Arten bis jetzt vergebens gesucht worden. Die Aussenfläche dieses Organs ist von einer dünnen Schichte einer gelblichen, schmierigen, structurlosen Substanz überzogen. Bringt man letztere in Wasser, so erheben sich rasch aus ihr zahlreiche (mikroskopisch kleine) Körperchen von fettglänzendem Ansehen und der Form cylindrischer, meist in einen Knopf endender Stäbchen. Sie zeigen eine lebhafte undulirende und zitternde Bewegung, Gestaltveränderungen, wie Streckung und Verkürzung, Schlingenbildungen, u. s. f. Der Einwirkung des Wassers überlassen werden die Körperchen nach 24 Stunden oder längerer Zeit bewegungslos und nehmen meistens, doch nicht immer, die Gestalt hohler Kugeln mit fettglänzender Wand und wässerigem Inhalt an. Stofflich bestehen die Körper aus fett- oder harzartiger, in Alkohol und Aether

1) Vgl. Hoffmann, Bot. Ztg. 1853, p. 857 u. 1859, p. 212. de Bary in Flora 1862, p. 264. Fr. Darwin, in Quarterl. Journal of Micr. Science. Vol XVIII, new Series (1878) p. 74.

löslicher Substanz, welche mit einer geringen Menge eines in genannten Flüssigkeiten unlöslichen, durch Jod gelb werdenden Stoffes gemengt ist. Sie gleichen in ihrer Erscheinung den beweglichen Bildungen, welche man an dem Beneke'schen Myelin (Protagon-Gemengen) [1]) unter Einwirkung von Wasser beobachtet. Die Stäbchen für besondere Organe des Fliegenschwammes zu halten liegt kein Grund vor. Die Substanz, aus welcher sie sich entwickeln, mag vielleicht ein Zersetzungsproduct von Gewebeelementen sein, welche bei der Aufspannung des Hutes zerstört werden.

§ 88. Was die Structur des hymeniumtragenden Theiles der Fruchtkörper betrifft, für welchen in manchen Fällen der besondere Name Hymenophorum gebraucht wird, so besteht das Hymenium selbst aus den Basidien und diese begleitenden Zellen, welche mit einander auf der Hymenialfläche senkrecht stehen und die Endglieder reich verästelter Hyphen sind. In Beziehung auf die Structur, Verflechtung und Richtung letzterer gilt für den Anfang ihres Weges das oben (§ 12) über den Bau der Fruchtkörper überhaupt Gesagte. Je näher dem Hymenium, um so zahlreicher, zarter und dichter werden ihre Verzweigungen. Diese sind unmittelbar unter jenem überaus reich, protoplasmareicher als das übrige Gewebe des Fruchtträgers und eng mit einander verflochten und verbunden. Bei einfacheren Formen, z. B. Hypochnus centrifugus Tul. (Fig. 137), Tremellinen, lassen sie sich noch auf grössere Strecken von einander sondern; meistens bilden sie aber ein sehr schwer zu entwirrendes zartzelliges Geflecht, welches als subhymeniale Schichte oder subhymeniales Gewebe unterschieden wird.

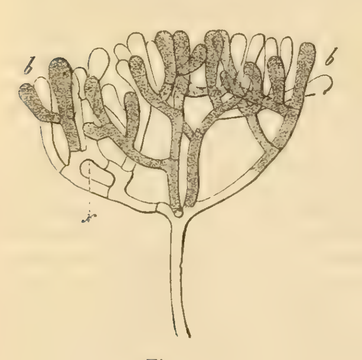


Fig. 137.

Wo die Hymenialfläche mit bestimmt geformten Vorsprüngen versehen ist, da werden die Vorsprünge sowohl wie die Zwischenräume zwischen ihnen von dem Hymenium und subhymenialen Gewebe gleichförmig überzogen. Nur der äusserste freie Rand der Vorsprünge, also die Schneide der Lamellen, die Mündung der Pori, die Spitze der Stacheln, ist bei vielen Arten ohne Hymeniumüberzug. Der innere Theil der Vorsprünge, welcher die subhymeniale Schichte trägt, wird der Einschlag, Trama genannt (auch Dissepiment, intralamelläres Gewebe). Die Trama hat in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle eine deutlich fädige Structur. Sie besteht aus einer Hyphenmasse von der Form des Vorsprungs, deren Fäden längs der ganzen Insertionslinie des Vorsprungs als Zweige von denen des Körpers entspringen, bogig oder gerade in die Basis des Vorsprungs eintreten und von da der Oberfläche des letzteren

Fig. 137. Hypochnus centrifugus Tul. *b*, *b* junge Basidien, als Endzellen den Zweigen einer büschelig verästelten Hyphe aufsitzend; bei *x* Hförmige Anastomose. Vergr. 390.

1) Vgl. Beneke, Studien über Gallenbestandtheile etc. Giessen 1862.

parallel gegen den freien Rand zu verlaufen. Die Trama zeigt daher meistens eine deutliche, von der Insertionslinie nach dem freien Rande laufende Faserung (z. B. viele Agarici, vgl. Fig. 138, Lenzites, Polypori spec., Trametes Pini, Hydnum zonatum, cirrhatum, gelatinosum, Boletus edulis). Je nach der Species nehmen die einzelnen Hyphen der Trama einen mehr geraden oder wellenförmigen und verschlungenen Verlauf. Seltener besteht die Trama aus einem ganz wirren Hyphengeflechte ohne bestimmt gerichtete Faserung (z. B. Polyporus hirsutus, annosus, vgl. S. 61). Die Structur, Consistenz, Farbe u. s. w. der Tramaelemente ist denen des übrigen Fruchtträgers entweder gleich oder davon verschieden, wie ein Blick auf die Gattungscharactere der Hymenomyceten zur Genüge zeigt. Subhymeniales Gewebe und Hymenium entspringen von der Trama in der oben angegebenen Weise; die Elemente des Hymenium sind zu ihrer Oberfläche überall senkrecht gestellt.

Von der oben besonders besprochenen Gruppe oder Gattung Lactarius zeigt, wenigstensbei L. subdulcis und chrysorrhoeus, die ich untersucht habe, die Trama der Lamellen gleichfalls den soeben beschriebenen Bau. Gegen die Hutunterfläche hin werden die grosszelligen Gewebegruppen plötzlich seltener und kleiner, die Unterfläche selbst (Hymenophorum) besteht aus zahlreichen Lagen von Hyphen, welche wellenförmig von der Mitte des Hutes gegen seinen Rand verlaufen, und von denen sich die Hyphen der Trama abzweigen. Das subhymeniale Gewebe setzt sich aus kleinen, isodiametrischen Zellen zusammen, deren Anordnung jedoch deutlich erkennen lässt, dass sie zarten, verflochtenen, kurzzelligen Hyphen als Glieder angehören. Die Milchsaftröhren treten sowohl in das Hymenophorum als in die Trama ein, in jenem verlaufen sie meistens dem Hauptfaserzuge parallel, in der Trama sind sie nach allen Seiten hin reichlich verbreitet und ausgezweigt. Russula, und nach Hoffmann auch Lactarius mitissimus, haben grösstentheils pseudoparenchymatische Structur der Trama.

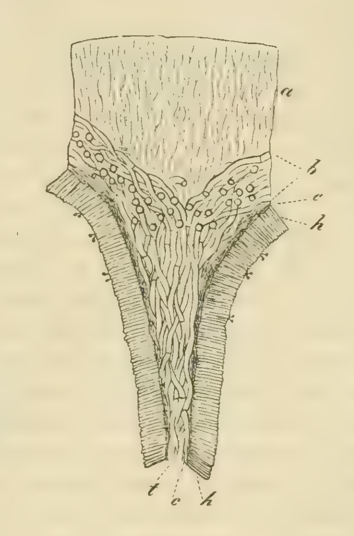


Fig. 138.

Von den übrigen verschieden verhält sich in Bezug auf den Bau der Lamellen die Agaricinengattung Schizophyllum. Die Lamellen entstehen hier als Vorsprünge der Hymenialfläche wie bei den übrigen Genera, spalten sich aber, von der Schneide beginnend, in ihrer Mitte und den Flächen parallel, in zwei Platten, welche bei weiterem Wachsthum von einander weg gekrümmt werden. Die gegeneinander convexen Rückenflächen sind steril und durch abstehende Hyphenzweige behaart; die den basidientragenden Flächen ungespaltener Lamellen entsprechenden concaven sammt den Interstitien zwischen ihnen tragen das Hymenium. Aehnlich ist das Verhalten von Fistulina insofern hier das Hymenium mit Röhrchen besetzt ist, welche auf ihrer Innenfläche das Hymenium tragen, aussen steril sind; nur entstehen dieselben nach den vorliegenden

Fig. 138. Agaricus vulgaris. Tangentialer Durchschnitt durch einen eben erwachsenen Hut, 70fach vergr., halbschematisch. *a* obere Hutsubstanz, aus weichem Gallertgewebe bestehend. *b* untere derbfädige Hutsubstanz. *c* subhymeniale Schicht. *h* Hymenium. *t* Trama der Lamelle.

Angaben, von Anfang an getrennt und nicht erst durch Spaltung der Trama netzförmig verbundener Vorsprünge.

Die Hymenialschicht selbst besteht aus den dicht gedrängten, zur Oberfläche senkrechten Endgliedern der subhymenialen Hyphen. Von denselben entwickelt sich eine Mehrzahl zu Basidien. Andere können steril bleiben und umgeben alsdann die Basidien ähnlich wie die Paraphysen die Asci, sie können daher mit jenem Namen bezeichnet werden, Léveillé scheint sie in seinen grundlegenden Recherches sur l'hyménium des Champignons als Tissu hyménial von den Basidien selbst zu unterscheiden. Ob sie ganz fehlen können, ist zweifelhaft; doch wird auch in der neueren Litteratur für manche Fälle, z. B. für Fistulina hepatica von de Seynes ausdrücklich angegeben, das Hymenium bestehe nur aus Basidien und viele andere Beschreibungen enthalten solche Angaben implicite, insofern sie nur von Basidien reden. In der That sind wohl bei vielen Formen zwischen den unzweifelhaft Sporen abschnürenden Basidien nur solche eventuelle Paraphysen vorhanden, welche diesen der Gestalt nach durchaus ähnlich, höchstens durch etwas geringere Grösse, minder reichen Protoplasmagehalt und den Mangel der Sporenbildung unterschieden sind, so dass man ihnen an dem zur Beobachtung kommenden Präparat nicht ansehen kann, ob sie noch später zur Basidienfunction hätten gelangen können oder nicht. So z. B. bei Agaricus melleus[1]. Nach diesen Erscheinungen sind die in Rede stehenden Organe vielfach als sterile Basidien beschrieben, ein auf alle Fälle anschaulicher, aber doch noch der Kritik bedürftiger Name.

Auf der anderen Seite sind Fälle bekannt, in welchen die zwischen den Basidien stehenden Elemente von ihnen durchaus verschiedene Eigenschaften haben. Zur Legitimation des Ausdrucks Paraphysen ist hier vor allem zu nennen der schüsselförmig gestaltete Fruchtkörper von Corticium amorphum Fr., weil auf ihm die lang keulenförmigen Basidien in relativ geringer Zahl zwischen sehr zahlreichen, schmal fadenförmigen, verzweigten, oben oft rosenkranzförmig eingeschnürten Haaren stehen, so dass er auf den ersten Blick weit weniger dem Fruchtlager eines Hymenomyceten, als vielmehr dem einer Peziza gleicht[1]. Bei Coprinus wird, wie längst bekannt ist, die Fläche des reifenden und reifen Hymeniums zum grössten Theil bedeckt von gleichhohen, fast isodiametrischen, unregelmässig 3—5-eckigen prismatischen Zellen mit wasserhellem Inhalt. Zwischen den Kanten dieser Paraphysen-Zellen, also mit denselben alternirend, sind die viel schmäleren Basidien lückenlos eingesetzt, nur wenige Paraphysen stossen mit den Kanten direct zusammen (vgl. Fig. 139).

Ausser, und wenigstens in bestimmten Fällen neben diesen Paraphysenbildungen, kommen nicht selten andere vor, welche von ihnen allgemein dadurch verschieden sind, dass sie, als grosse, einzellige Gebilde, über die übrigen der Hymenialfläche weit vorstehen. Nach ihrer bei fleischigen Formen oft blasigen Gestalt sind sie von Léveillé Cystiden genannt worden; Phoebus nannte sie speciell Paraphysen.

1) Hartig, l. c. Taf. II.

2) Vgl. Hartig, Krankheiten d. Waldbäume, Taf. V.

Die Cystiden sind, soweit Angaben vorliegen, bis jetzt bei Formen aller Gruppen mit Ausnahme der Tremellinen, Clavarieen und Hydneen gefunden worden, jedoch derart vertheilt, dass ihr Vorhandensein oder Fehlen und ihre relative Häufigkeit selbst innerhalb enger Verwandtschaftskreise nach Species wechseln. Während sie z. B. den meisten nicht fleischigen Polypori fehlen, finden sie sich bei P. igniarius und Trametes Pini; während sie bei den meisten Coprinen reichlich auftreten, sind sie, nach Brefeld, bei C. ephemerus spärlich oder gar nicht vorhanden. Ihr Ursprung von dem subhymenialen Gewebe und ihre Stellung sind dieselben wie die der Basidien, nur dass sie manchmal (z. B. Trametes Pini, Lactarius deliciosus) in besondere Hyphenzweige endigen, welche aus der Tiefe der Trama zur Hymenialfläche steigen, ohne direct auch Basidien zu tragen. Sie stehen theils ordnungslos auf der Hymenialfläche zerstreut, theils und vorzugsweise findet man sie am freien Rande der Hymenialfortsätze, zumal an der Lamellenschneide der Agaricinen. Ihre Zahl ist im Vergleich zu der der Basidien meistens gering, oft überaus spärlich; bei den Stereum-Arten, welche Léveillé Hymenochaete genannt hat[1]) (St. rubiginosum, St. tabacinum) erscheint das Hymenium durch sie dicht borstig-behaart.



Fig. 139.

Ihre Gestalt und Grösse ist nach den Species sehr verschieden; meist constant und characteristisch für die einzelnen Arten, weniger für Genera und Subgenera. Als bemerkenswerthe Formen sind zu erwähnen vor allen die grossen, dem blossen Auge schon auffallenden, ovalen oder länglichen, stumpfen Blasen der Coprini (Fig. 139). In einer Reihe anderer Fälle ist ihre Gestalt

Fig. 139. Coprinus micaceus Fr. *a* dünner Längsschnitt durch die Oberfläche einer Lamelle. Die durch trüb-körnigen Inhalt ausgezeichneten Basidien zwischen wasserhellen blasigen Paraphysen von den subhymenialen Zellen entspringend. *p* Cystide. — *b* Oberflächenansicht des Hymeniums. Der Intercellularraum zwischen 2 Paraphysen links oben ist durch ein Versehen des Xylographen in die Figur gekommen, er ist in der Originalzeichnung nicht vorhanden. Vergr. 390.

1) Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom V (1846) p. 150.

cylindrisch, keulen- oder flaschenförmig, mit stumpfen (Polyporus umbellatus nach Corda, Agar. viscidus L. nach Phoebus) oder gespitzten, oder geknöpften Enden (Lactarius, Russula, Boletus nach Corda); einfache oder verzweigte cylindrisch-haarförmige Cystiden haben z. B. A. fumosus P., A. laccatus Scop. (Hoffmann) u. s. w. Bei A. Pluteus P. sind sie flaschenförmig und am oberen Ende mit mehreren kurzen, spitzen, etwas zurückgekrümmten Aussackungen wie mit Widerhäkchen versehen [1]). Bei den meisten lederartigen oder holzigen Formen, denen sie zukommen, haben sie schmal conische Form und scharf gespitzte Enden, mit denen sie »wie Lanzenspitzen« aus dem Hymenium hervorstarren (Stereum, Corticium spec., Trametes Pini, Polyporus igniarius etc.).

Was die Structur der Cystiden betrifft, so umgibt, bei den fleischig-saftigen Species, eine zarte, meist farblose Membran einen farblosen Inhalt, der entweder von einem vacuolendurchsetzten Protoplasmakörper gebildet oder ganz wasserhell ist. Bei Coprinus micaceus (Fig. 139, *p*) fand ich an halbreifen Hymenien im Inneren der Cystiden einen centralen, unregelmässig länglichen Protoplasmakörper, von dem zahlreiche verzweigte und anastomosirende, lebhaft amöboid bewegliche Fäden zur Wand hin ausstrahlten; ältere Cystiden der Coprini sind fast ganz wasserhell. Bei Lactarius deliciosus und auch wohl den verwandten Arten sind die Cystiden mit dicht körnigem, undurchsichtigem Inhalt erfüllt. Sie gleichen hierin den Milchröhren, und es sieht auf dicken Schnitten oft aus, als seien sie Zweige dieser, zumal da sie hier tief unter das subhymeniale Gewebe ins Innere der Trama ragen. Ich sah sie jedoch immer nur von nicht milchführenden Tramahyphen als Zweige entspringen. — Bei Agar. balaninus Berk. sind die Cystiden von tief purpurrother Farbe [2]). An den conischen Cystiden der nicht fleischigen Arten ist die Membran, zumal in den vorstehenden Spitzen, stark verdickt und den übrigen Geweben entsprechend gefärbt.

Weitere Einzelheiten sind in der Speciallitteratur der Hymenomyceten nachzusehen, zumal bei Corda, in einer den Cystiden besonders gewidmeten Abhandlung H. Hoffmann's und bei R. Hartig.

Nach Corda, und schon nach zweifelhaften Angaben Früherer, entleeren die Cystiden fleischiger Pilze ihren Inhalt in Tropfenform durch die der Abbildung nach geöffnete Spitze. Dass dieses spontan erfolge, davon konnte ich mich so wenig als Hoffmann und Brefeld überzeugen; selbst das Platzen der in Wasser gebrachten Cystiden, das nach Hoffmann ganz regellos erfolgt, sah ich nur selten. Dass ihre Oberfläche feucht ist, und oft Flüssigkeittröpfchen trägt, ist eine Erscheinung, welche sie mit allen saftreichen freien Pilzzellen gemein haben.

Dass die beschriebenen Bildungen der nicht fleischigen Formen mit jenen der fleischigen in eine Kategorie zusammengehören liegt auf der Hand, denn zwischen beiden besteht keine andere allgemeinere Verschiedenheit als jene, nach welcher man überhaupt fleischige und nicht fleischige Formen unterscheidet. Ebenso ist wohl nicht zu bestreiten, dass die Cystiden morphologisch in die Kategorie der Haarbildungen gehören, man kann sagen vorstehende Hymenialhaare sind.

Was sie als solche für Functionen haben ist noch zu untersuchen und wohl nach Einzelfällen verschieden. Am nächsten liegt der von Brefeld geäusserte Gedanke, dass sie zum Schutze der sporenbildenden Basidien dienen, vielleicht auch, bei Agaricinen,

1) Ditmar, in Sturm D. fl. III, 1, Taf. 28.

2) Montagne, Esq. Org. et phys. de la classe des Champign.

bei der Lostrennung der dem Stiele anliegenden Lamellen betheiligt sind. Dass sie, zumal die auffallend grossen Blasen der Coprini, von den Alten[1]) für männliche Sexualorgane gehalten wurden und diese einmal in Buchstaben gebrachte Ansicht über hundert Jahre lang immer wieder zur Discussion kam, hat nur mehr schwaches historisches Interesse. Die Namen Antheridien, Antheren, Pollinarien verdanken diesen Anschauungen ihren Ursprung. Ausführlichere Nachweise über letztere sind in den älteren Arbeiten über die Sporenbildung der Basidiomyceten (vgl. S. 126), zumal bei Phoebus, in Tulasne's Carpologie, I, p. 163 ff. und in der ersten Auflage dieses Buches p. 170 zu finden.

Die Basidien selbst, und die Sporenbildung an ihnen sind oben im III. Capitel (S. 66—68) beschrieben worden. Hier ist nur hinzuzufügen, dass die keulige, oben 2—4 Sterigmen treibende Basidien-Form, wie sie in Fig. 28 und 30 dargestellt ist, und runde bis spindelförmige Sporengestalt allen untersuchten Hymenomyceten mit Ausnahme der Tremellinen zukommt. Die Angehörigen dieser Gruppe sind durch abweichende Gestaltungen ausgezeichnet. Vgl. Fig. 140. Allerdings finden auch hier Uebergänge statt. Die Tremellinen

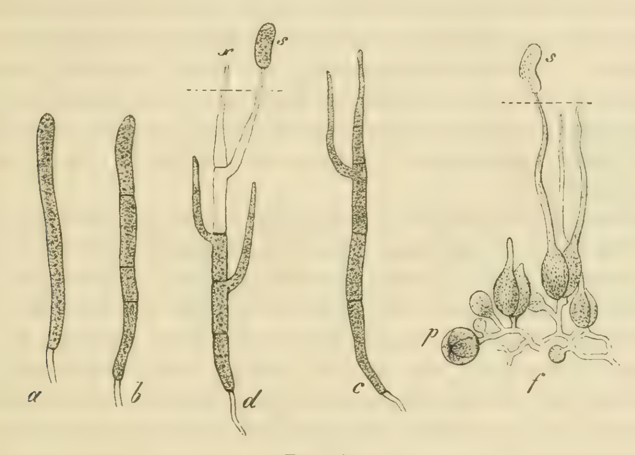


Fig. 140.

Dacryomyces, Calocera, Dacryomitra, Guepinia u. a. haben zweisporige Basidien, die sich von solchen typischer Hymenomyceten (Fig. 28,

Fig. 140. *a—d* Auricularia Auricula Judae. Basidien und Sporenentwickelung. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *a* Cylindrische Endzelle einer Hyphe, aus welcher durch Quertheilung (*b*) mehrere (definitive) Basidien hervorgehen. Jede dieser treibt aus ihrem obern Ende ein schmal conisches langes Sterigma (*c*, *d*), dessen anschwellender Scheitel als Spore (*s*) abgegliedert wird. *x* Sterigma dessen Spore abgefallen ist. Vergr. 390. — *f* Exidia spiculosa Sommerf. nach Tulasne, stark vergr. Basidienentwickelung. Aus der Zelle *p* sind durch kreuzweise Theilung vier Basidien hervorgegangen. Jüngere und spätere Entwickelungszustände dieser zeigen die übrigen Theile der Figur, *s* Spore. — Die punktirten Linien bezeichnen die Oberfläche des Hymeniums.

1) Micheli, n. plant. genera. Bulliard, Champ. de France I, p. 39—50.

S. 67) nur durch die aus relativ breiter Basis sehr lang und fein ausgezogenen Sterigmen auszeichnen, so dass sie mit diesen lang- und spitz-gabelig aussehen. Zu einer schärferen Abtrennung der Tremellinen von den anderen Hymenomyceten würden diese Formen überhaupt keine Veranlassung geben. Anders verhalten sich, wie Tulasne zuerst gezeigt hat, Tremella, Exidia, Tremellodon. Subhymeniale Hyphenzweige schwellen hier an zu einer kugeligen oder ovalen, protoplasmaerfüllten Zelle, Basidiuminitiale oder primäre Basidie. Diese theilt sich dann durch senkrechte Längswände in meist vier wie Kugelquadranten geordnete Zellen (secundäre, definitive Basidien), deren jede dann ein langes Sterigma treibt und auf diesem eine Spore, auf Kosten des ganzen Protoplasma, abschnürt. Kleine Schwankungen in der Zahl der aus einer primären gebildeten secundären Basidien kommen vor. Wichtiger als diese sind die Differenzen in der Sonderung derselben: dieselbe kann soweit gehen, dass sich vor der Sporenbildung jede der drei Schwestern bis zur Basis lostrennt, oder es bleiben alle in der ursprünglichen Vereinigung; oder aber die Theilung der Primärbasidie kann unvollständig sein oder unterbleiben, diese nur unvollständig gekammert oder gelappt werden, während jeder Abtheilung ein Sterigma entspricht, was nach Tulasne's Darstellung bei Tremella violacea, Cerasi und Sebacina incrustans, nach Brefeld bei Tremella foliacea vorkommt[1]). Fälle der letzteren Art bilden wiederum den Uebergang zu den zwei- oder vierlappigen Basidien von Dacryomyces und gewöhnlichen Hymenomyceten.

Bei Auricularia Aur. Judae (A. sambucina M.) ist die primäre Basidie lang cylindrisch, den Basidien von Dacryomyces und Calocera sehr ähnlich. Sie theilt sich durch Querwände in eine Reihe von vier oder fünf Tochterzellen, von denen jede ein pfriemenförmiges aufrechtes Sterigma treibt, welches über die Hymenialfläche hervortritt und eine Spore abgliedert. An der obersten Basidie einer Reihe tritt das Sterigma aus dem Scheitel, an den anderen seitlich dicht unter der oberen Wand hervor; seine Bildung und die Sporenabschnürung beginnt in der obersten Basidie einer Reihe, der dann die anderen, von oben nach unten fortschreitend, folgen. Ganz ähnliche Erscheinungen beschreibt Tulasne für Hypochnus purpureus; nur dass hier das Ende der Reihe hakig gekrümmt ist und die Endzelle selbst steril bleibt. Hierzu kommt für die meisten Tremellinen die nierenförmige Gestalt der reifen Spore. In diesen Erscheinungen liegt der Grund für die Abtrennung der Tremellinen als besondere Abtheilung der Hymenomyceten. Die gelatinöse Beschaffenheit des Fruchtträgers ist zwar ein bequemes Merkmal für viele Fälle, wäre aber für sich allein unwesentlich, um so mehr, als Sebacina incrustans und der mir aus eigener Anschauung nicht bekannte Hypochnus purpureus nicht gelatinöse Membranen zu haben scheinen.

Die überaus grosse Mehrzahl der Hymenomyceten bildet auf einem Fruchtträger nur eine Hymenialschicht, mag jener nun überhaupt rasch vergänglich sein oder von langer, selbst vieljähriger Dauer. Der Gang ihrer Ausbildung, des Reifwerdens ihrer Theile hält dabei im Allgemeinen die gleiche rand-

---

1) Vgl. speciell Ann. sc. nat. 1872 (XV) p. 234.

und spitzenwärts progressive Richtung ein, wie sie für das Wachsthum des ganzen hymeniumtragenden Apparates beschrieben wurde. Doch kommen hiervon kleine Abweichungen vor. Einerseits erfolgt, nach Brefeld, bei Coprinus die definitive Ausbildung und Differenzirung der ursprünglich gleichartigen Hymeniumelemente gleichzeitig an allen Orten der Hymenialfläche; bei C. micaceus und comatus beginnt sogar, wie längst bekannt ist, die durch das Schwarzwerden der Lamellen angezeigte Reifung der Sporen am Hutrande und den Schneiden und schreitet nach der Hutmitte und Lamellenbasis fort. Andererseits findet man bei vielen Hymenomyceten in nicht zu alten Hymenien auf einem kleinen Flächenstück theils unzweifelhafte Basidien in sehr verschiedenen Stadien der Sporenbildung dicht neben einander, theils auch zwischen den erwachsenen Basidien anscheinend jüngere. Es sieht aus, als ob letztere später entstanden wären, als die reifenden und sich nachträglich zwischen diese einschöben, also mit anderen Worten ein intercalares Wachsen des Hymeniums durch Einschieben neuer Elemente stattfände, und die ersterwähnte Thatsache der ungleichzeitigen Reifung räumlich nächstbenachbarter Basidien unterstützt die Annahme solcher Einschiebung. Freilich könnte die Anlegung der Basidien auch in rein randwärts progressiver Folge stattfinden und nur die Folge letzter Differenzirung und Reifung eine andere sein; und die anscheinend jungen Basidien nicht in Wirklichkeit solche, sondern nur basidienähnliche Paraphysen. Genauere Untersuchungen hierüber sind zu wünschen.

Bei vielen langlebigen Hymenomyceten wird die einfach bleibende Hymenialfläche in jeder successiven Vegetationsperiode vergrössert durch den randwärts progressiven Zuwachs sowohl des ganzen Hutes als der einzelnen Hymenialvorsprünge, wie schon S. 60 beschrieben worden ist. Bei den in dieser Beziehung besonders in Betracht kommenden vieljährigen Polypori (P. fulvus, igniarius, auch Trametes Pini) erfolgt, wie Hartig näher beschreibt, in dem Maasse, als die Röhren marginal an Länge zunehmen, eine Verstopfung ihres älteren, früheren Jahrgängen entstammenden Theils durch ein dichtes Hyphengeflecht. Dasselbe entstammt nachträglichen Verzweigungen der Hyphen der angrenzenden Röhrenwand, an welcher die eigenthümlich kurzen, sehr vergänglichen Basidien lange vorher functionirt haben und dann bis zur Unkenntlichkeit geschwunden sind.

Eine Anzahl langlebiger Hymenomyceten erneuert aber auch in den succesiven Vegetationsperioden das Hymenium selbst auf dem gleichen Flächenstücke. Von den parallelen Hyphenenden, welche dasselbe in der ersten Periode bilden, entwickelt sich nur ein Theil zu Basidien oder auch Cystiden. Andere, von jungen Basidienanfängen im Bau nicht verschiedene, kommen nicht zur Sporenbildung, bleiben aber entwickelungsfähig, und wachsen, mit entsprechender Verzweigung, in der nächsten Vegetationsperiode über die erste Hymenialfläche hinaus, um auf ihr ein neues Hymenium zu bilden, welches dem ersten gleich ist und es überall bedeckt. Die alten Basidien, auch reife Sporen derselben, und in besonders auffallender Weise die spitz-conischen Haare oder Cystiden, wo solche vorhanden sind, werden von der neuen Schicht überwuchert und in sie eingeschlossen. Derselbe Process kann sich

dann von Periode zu Periode — von Jahr zu Jahr — wiederholen. Auf diese Weise entstehen in den Hymenien durch die Reste der jeweiligen Basidien und Haare markirte Schichten, den Jahrgängen oder kürzeren periodisch wiederholten Zeiträumen entsprechend; bei Trametes Pini nach Hartig nur in geringer Zahl; bei Hydnum diversidens zählte Hartig 5—8, bei Thelephora Perdix bis 20; bei Corticium quercinum, an nicht ausgesucht alten Exemplaren, fand ich bis 6.

Von den bei manchen Hymenomyceten angegebenen »Gonidienbildungen« soll, um Wiederholungen zu vermeiden, erst im § 92 die Rede sein.

Gastromyceten.

§ 89. Als Gastromyceten werden zusammengefasst die Hauptgruppen Hymenogastrei, Lycoperdacei, Nidulariei, Phalloidei an diese schliessen sich einige kleinere, zum Theil Verbindungsglieder zwischen ihnen bildende, zum Theil divergende Genera und kleine Gruppen an.

Die Fruchtkörper dieser Pilze entspringen von fädigem oder strangförmigem (vgl. S. 23) Mycelium. Sie sind meist stattliche, oft sehr grosse Körper; Fig. 141 stellt ein exquisit kleines Exemplar einer kleinen Species dar. Sie sind, mit Ausnahme der Hymenogastreengattung Gautieria, zur Zeit der Sporenbildung Behälter oder Säcke, ringsumgeben von einer dichten geschlossenen Wand, Peridie, Peridium (auch Uterus) genannt, und im Inneren meistens durch von der Peridie entspringende Gewebeplatten in Kammern getheilt innerhalb welcher die Hymenium- und Sporenbildung ihren Sitz hat.

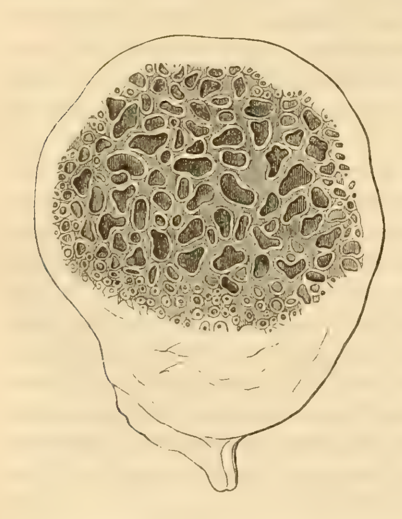


Fig. 141.

Die Peridie fehlt bei Gautieria; die peripherischen Kammern liegen hier in der freien Oberfläche und sind nach aussen offen. Bei den übrigen Formen ist sie je nach Einzelfall in verschiedener, oft gewaltiger Mächtigkeit entwickelt und wie unten näher beschrieben werden soll, oft reich und eigenthümlich in theils persistente theils vorgängliche Theile gegliedert. Sehr allgemein, wenn auch mit Ausnahmen (z. B. Hysterangium, auch Nidularieen) kehrt bei dieser Gliederung die Erscheinung wieder, dass die Peridie an der Basis eine starke, oft sehr starke Verdickung erhält. Dieselbe springt entweder nach aussen vor, in Form eines den gekammerten Theil tragenden Stiels; z. B. Lycoperdon, auch Octaviania, Fig. 141; oder sie springt ins Innere ein,

Fig. 141. Octaviania asterosperma Vittad. Medianer Längsdurchschnitt durch einen der Reife nahen Fruchtkörper, 8mal vergr. Nach Tulasne, fung. hypog.

polsterartig, z. B. Hymenogaster, Rhizopogon, Geaster hygrometricus (Fig. 146) oder als verlängerte verticale Mittelsäule, wie bei den meisten Geaster-Arten (Vittadini), den Phalloideen (vergl. unten) u. s. w. Als Basis wurde der Ursprungsort der Mittelsäule bezeichnet, weil er in den Fällen wo die ersten Jugendzustände bekannt sind immer dem Ursprungsorte der Körper vom Mycelium entspricht und in den meisten Fällen auch der Insertionsstelle der erwachsenen Peridie. Bei manchen Formen, wie Rhizopogon, Geaster, laufen in diese allerdings an beliebigen und oft vielen Orten der Oberfläche Mycelstränge ein und die ersten Jugendzustände sind nicht bekannt, der Ausdruck Basis gilt hier zunächst nur vergleichsweise.

Sieht man zunächst ab von den Nidularieen und einzelnen später besonders zu besprechenden divergenten Genera, so sind jene von der Peridie umschlossenen Kammern enge, dem blossen Auge eben noch oder nicht mehr unterscheidbare Höhlungen, unregelmässig gekrümmt, verzweigt, und von einander getrennt durch dünne gebogene Gewebeplatten, welche nach allen Seiten mit einander anastomosiren und einerseits in das Gewebe der peripherischen Peridie, andererseits eventuell in das der Mittelsäule übergehen, von dieser gleichsam ausstrahlen. Grössere, bis erbsengrosse und minder unregelmässige Kammern hat Polysaccum.

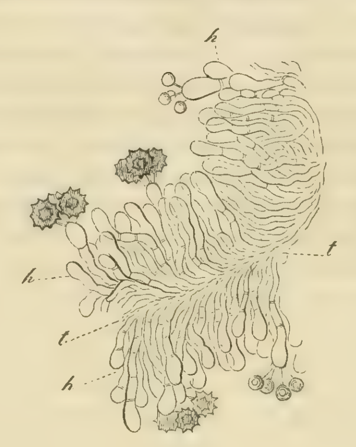


Fig. 142.

Die Menge der Kammern ist in den meisten Fällen eine unzählbar grosse. Die Gesammtmasse derselben stellt einen durch die Kammerung und Sporenbildung von seiner Umgebung ausgezeichneten Gewebekörper dar, welcher die Gleba genannt wird.

Was den feineren Bau betrifft, so unterscheidet man in den Kammerwänden eine Mittelschichte oder Trama, und auf beiden Oberflächen dieser eine Hymenialschichte. Beiderlei Theile (Fig. 142) gleichen in allem Wesentlichen den gleichnamigen der Hymenomyceten. Die Trama besteht in den genauer untersuchten Fällen (Hymenogastrei, Phalloidei, Lycoperdon, Bovista, Scleroderma, Geaster) aus einem Geflechte von reich verzweigten Hyphen, welche vorzugsweise der Oberfläche der Wände parallel verlaufen und sowohl von einer Kammerwand in die benachbarten, als auch in das Gewebe der Peridie continuirlich übergehen. Zahlreiche dicht gedrängte Zweige der Tramafäden gehen gegen den Innenraum der Kammern, um hier das Hymenialge-

Fig. 142. Octaviania asterosperma Vitt. Dünner Schnitt einer Kammerwand der Gleba. *t* Trama, *h* Hymenium, mit fünf sporenbildenden Basidien. Vergr. 180. Nach Tulasne, fung. hypog.

webe zu bilden. In einer Reihe von Fällen sind sie verhältnissmässig kurz, gleichhoch, pallisadenartig nebeneinander und senkrecht auf die Tramafläche gestellt, sie bilden eine scharf abgegrenzte, den leeren Innenraum der Kammern austapezirende Hymenialschichte, welche der der Hymenomyceten ganz ähnlich ist [Hymenogastrei plurimi (Fig. 142), Geaster spec., Lycoperdon, Phallus]. In einer anderen Reihe von Fällen (Melanogaster, Scleroderma, Polysaccum, Geaster hygrometricus) sind alle in eine Kammer eintretenden Hymenialhyphen verlängert, reich verästelt und zu einem die Kammer ausfüllenden Geflechte verschlungen.

Auch die speciellen Gestaltungen von Basidien und Paraphysen sind bei den meisten Hymenogastreen kaum von jenen der Hymenomyceten (mit Ausschluss der Tremellinen) verschieden. Etwas mehr von diesen — aber doch auch nur in der speciellen Gestaltung — abweichend sind die Basidien mancher Lycoperdaceen, Phalloideen, die schon S. 67 dargestellt wurden. Absonderlichere Gestalten haben die von Geaster tunicatus[1]) und Tulostoma: erstere oval-flaschenförmige Blasen mit schmal conischem Halse, dessen Scheitel etwa 6 strahlig divergirende sporenabschnürende Sterigmen treibt; — letztere (Fig. 143) schmal keulige Zellen, welche auf ihren Seitenflächen vier fast ungestielte runde Sporen abschnüren.

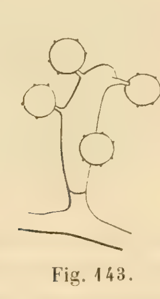


Fig. 143.

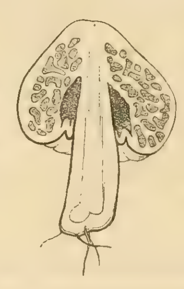


Fig. 144.

1. Für die Hymenogastreen ist dem Gesagten wenig mehr hinzuzufügen. Die Gleba behält die beschriebene Structur von ihrer ersten Anlage an bis zur völligen Reife (Fig. 141). Ihr Gewebe ist dabei entweder fleischig, aus zartwandigen, saftreichen Zellen gebildet, seine Lücken Luft oder Flüssigkeit führend (z. B. Hymenogaster Klotzschii Tul., Octaviania carnea Corda); oder es besteht (Hysterangium, Melanogaster) aus zähem Gallertfilz.

Die Peridien sind ihrem Bau nach wenig ausgezeichnet, oft den Kammerwänden ähnliche dichte Geflechte vorzugsweise in der Richtung der Ober-

Fig. 143. Tulostoma mammosum Fr. Basidie mit erwachsenen Sporen, stark vergr. Nach Schröter.

Fig. 144. Secotium erythrocephalum Tul. Fruchtträger median halbirt. Nat. Gr. Nach Tulasne.

1) Tulasne, Fungi hypog. Tab. 21, Fig. IX.

fläche verlaufender Hyphen. Nach der Reife der Sporen verfallen sie sammt der Gleba allmählicher Verwitterung.

Die Secotieen, wenigstens die Gattung Secotium und Caulog1ossum transversarium sind ihrem Bau nach Hymenogastreen mit Stiel und in der Verlängerung dieses die ganze Peridie bis in den Scheitel durchziehender dicker Mittelsäule (Fig. 144).

2. Die jungen Fruchtkörper der Lycoperdaceen deren Entwicklung man einigermaassen kennt, (Lycoperdon, Bovista, Geaster) zeigen bis zur Sporenbildung im Wesentlichen den gleichen Bau wie die Hymenogastreen, abgesehen von der weit mächtigern Entwicklung der Peridienanlage. Ein früh auftretender Unterschied besteht darin, dass schon während der Jugend in der Trama zweierlei Hyphen auftreten: dünne, zarte, septirte und protoplasmareiche, welche die Hauptmasse bilden und von denen die Hymenialbestandtheile als Zweige entspringen; und derbere, meist querwandlose Röhren, welche Glieder oder Zweige der nämlichen Hyphen sind wie die zarten Elemente und grössentheils in der Trama laufen, bei Lycoperdon und Bovista aber auch Zweige quer durch die Kammern, von einer Wand in die gegenüberstehende senden. Mit Beginn der Sporenreife werden die zarten Hyphen und die Hymenialelemente, unter massiger Wasserausscheidung, aufgelöst, sie verschwinden bis auf unscheinbare Reste. Die dicken Röhren dagegen bleiben und wachsen, erhalten nach Genera und Species verschiedene Gestalt und Structur, stark verdickte, meist lebhaft (gelb bis braun) gefärbte Membranen. Sie bilden in dem schliesslich durch Verdunsten des ausgeschiedenen Wassers austrocknenden Körper miteinander eine lockere wollige Masse, Capillitium, Haargeflecht genannt, deren Lücken ausgefüllt werden von den ein massiges trockenes Pulver darstellenden reifen Sporen.

Die Gesammtheit der Formen, bei welchen der Bau der reifen Gleba auf die gleiche Entwicklung hindeutet — mit einstweiliger Ausnahme der unten zu besprechenden Gattung Tulostoma — fasse ich hier als Lycoperdaceen zusammen. Das Capillitium zwischen dem Sporenpulver in dem reifen Fruchtkörper unterscheidet sie von anderen Gruppen.

Die Peridie der Lycoperdaceen erhält wie schon angegeben vielfach beträchtliche Mächtigkeit und mit der Sporenbildung reiche Gliederung. Insbesondere kehrt bezüglich letzterer in mannichfachen Einzelformen wieder die Sonderung in eine innere, die Gleba direct umgebende Lage und eine äussere, welche in verschiedener Weise sich öffnet und von jener innern trennt: äussere und innere Peridie der Autoren. Die Gattung Geaster bietet hierfür die geeignetesten Beispiele dar. Bei Batarrea wächst nach der Sporenreife ein unter der Mitte der innern Peridie liegender, etwa 1 cm dicker axiler Gewebestrang zu einem bis 2 Decimeter langen derben Stiele heran und hebt die geschlossene innere aus der unregelmässig geöffneten äussern empor.

Die Gattung Scleroderma stimmt bis zur Sporenbildung in dem Bau der Fruchtkörper mit den Lycoperdaceen und Hymenogastreen überein, speciell mit jenen bei welchen die Kammern der Gleba von einem Gewirr hymenialer Elemente ausgefüllt werden. Mit der Sporenreife findet auch hier Auflösung des Hymenialgewebes und Austrocknung statt: die Kammern bleiben

von den trocknen pulverigen Sporenmassen erfüllt, die Trama wird desorganisirt, bleibt aber als trocknes brüchiges Netzwerk stehen, in dem die ursprüngliche Structur nur noch undeutlich angedeutet ist. Ein Capillitium von characteristischem Bau wird wenigstens bei den von Tulasne und mir untersuchten Formen nicht gebildet. Augenscheinlich steht hiernach Scleroderma intermediär zwischen Lycoperdaceen und Hymenogastreen.

Bezüglich der Sporenbildung bei Lycoperdaceen und Scleroderma bleibt die von Berkeley, 1841 [1]) angeregte Frage, auf welche Sorokin neuerdings in negativem Sinne wieder zurückgekommen ist, noch näher zu untersuchen, ob die Sporen immer so lange sie noch auf den Basidien sitzen ihre volle Ausbildung und Reife erlangen, oder ob letztere vielleicht erst nach dem Schwinden der Hymeniumelemente, auf Kosten eines Theils der Desorganisationsproducte eintritt, ähnlich wie bei Elaphomyces (Vgl. S. 105).

3. Stellt man sich in Fig. 141, S. 332 die Gesammtzahl der Kammern des Körpers auf 20—30 vermindert, die einzelnen relativ gross, regelmässig linsenförmig und mit sehr dicken Wänden vor, so erhält man das Schema der Fruchtkörperanlage von Nidularia. Bei der Reife bleiben dann die äussern Wandschichten der Peridie mit Ausnahme des Scheitels und die directe Umgebung eines jeden hymeniumtragenden Kammerraums als derbe vielschichtige Häute erhalten. Die Gewebelagen zwischen diesen persistenten Schichten werden gelatinös-desorganisirt und auch über der ganzen Scheitelfläche schwindet die Peridienwand. Der reife Körper stellt daher einen offenen Napf dar, in welchem die einzelnen Kammern als geschlossene linsenförmige Behälter (peridiola) in Gallerte eingebettet und schliesslich durch Schwinden dieser freiliegen. Die gleichen Erscheinungen zeigen die Genera Crucibulum und Cyathus, mit noch weiter gehender Verminderung der Kammerzahl und Vermehrung der gelatinös transitorischen Gewebemasse; und der ferneren Complication, dass jede Peridiole an der persistenten Peridienwand durch einen ebenfalls persistenten Gewebestrang von verwickeltem Bau innen angeheftet bleibt. Diese Peridiolensonderung in der napf- oder becherförmig geöffneten Peridienwand zeichnet die Gruppe der Nidularieen aus. Jede Peridiole ist ausgekleidet mit einfacher Hymenialschicht, welche den Innenraum fast vollständig anfüllt und deren Basidien nach Abschnürung der (meist je 4) Sporen schwinden.

4. Die Phalloideen haben, soweit bekannt, innerhalb der sehr mächtigen und durch eine gelatinöse Mittelschicht ausgezeichneten Peridienwand eine relativ kleine Gleba. Diese ist bis zur Sporenbildung von dem gleichen Bau wie bei den Hymenogastreen, sehr reich- und engkammerig, und (vielleicht mit Ausnahme von Ileodictyon?) von einer dicken Mittelsäule, von welcher die Kammerwände ausstrahlen, mehr oder minder vollständig durchzogen. Mit der Reife der kleinen, schmal cylindrischen Sporen wird ihr ganzes Gewebe mit Ausnahme der letzteren desorganisirt zu einer völlig structurlosen, in Wasser zerfliesslichen (sammt den Sporen schwarzgrünen) Gallertmasse. Zugleich mit der Entwicklung der Gleba bildet sich ein bestimmter Theil der

1) Annals and Magaz. Nat. hist. Vol. VI, p. 431.

Peridienwand aus zu einem Träger, Receptaculum im engern Sinne, welcher zunächst mit der Gleba in Verbindung bleibt, um dieselbe nach völliger Reife durch seine plötzliche gewaltige Ausdehnung aus der am Scheitel gesprengten Peridienwand herauszuheben und dann abtropfen zu lassen.

Die Gestaltung des Trägers ist in den extrem auseinanderliegenden Formen ungemein verschieden. Das eine Extrem bilden Clathrus cancellatus, Ileodictyon. Hier entsteht er in der innern, die Gleba umringenden Schicht der Peridienwand in Form eines grob netz- oder gitterartig durchbrochenen Hohlkörpers. Diesem haftet bei seiner schliesslichen Ausdehnung die Gleba sammt der an ihrer gallertigen Desorganisation theilnehmenden Mittelsäule innen an, um zu zerreissen und abzutropfen. Das andere Extrem bildet Phallus und nächstverwandte Formen. Hier entsteht der Träger in der Mitte der Mittelsäule als einfach spindelförmiger Körper, drängt die über seinem Scheitel stehende reifende Gleba zu einer conischen Kappe auseinander und hebt diese zuletzt, in Folge seiner Längsstreckung, aus dem gesprengten Peridienscheitel hervor. Zwischen beiden Extremen besteht aber eine Reihe von Zwischenformen, welche beide verbindet, und deren Hauptpunkte bezeichnet werden durch Clathrus (Colus) hirudinosus[1]), Aseroe[2]), Calathiscus[3]), Aserophallus[4]).

Phallus und nächstverwandte stehen augenscheinlich den übrigen Gastromyceten am fernsten. Die Vergleichung der Jugendzustände zeigt dagegen zwischen Formen wie Clathrus, Ileodictyon einerseits und der Lycoperdaceen-Gattung Geaster unverkennbare nahe Uebereinstimmung und Verwandtschaft. Ein näherer Anschluss scheint durch die Gattung Mitremyces vermittelt zu werden, was jedoch noch des genauern Nachweises bedarf.

§ 90. In der Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper obiger vier Gruppen bestehen viele unliebsame Lücken, welche ihren Hauptgrund haben in der Schwerzugänglichkeit der früheren Jugendzustände. Diese rührt daher, dass die meisten Formen ihre Jugend unter der Bodenfläche durchmachen und sich bisher nicht haben cultiviren lassen, und dass viele besonders bemerkenswerthe in Ländern wachsen, welche untersuchenden Nationen schwer erreichbar sind.

Soviel steht jedoch allgemein fest, dass jeder Fruchtkörper zuerst ein dichtes gleichförmiges Geflecht primordialer Hyphen darstellt, in welchem die definitive Gliederung während des Wachsthums durch innere Differenzirung und intercalare Neubildungen zu Stande kommt. Höchstens könnte Gautieria sich wenigstens theilweise anders verhalten.

Der Gang dieser Differenzirung beginnt zunächst mit der Sonderung von Gleba- und Peridiumanlage und ist in den weiteren Details natürlich nach Species resp. Genus und Gruppe verschieden. Das Wichtigste daran sei zugleich mit den bemerkenswerthesten bekannten Einzelheiten über den Bau der reifen Körper nachstehend zusammengestellt, unter Hinzufügung einiger Ergänzungen und kritischer Bemerkungen.

---

1) Tulasne, Explorat. scientif. d'Algérie, Fungi, p. 435, Tab. 23, Fig. 9—22.
2) Vgl. Corda, Icon. fungor. Tom. VI.
3) Montagne, Ann. sc. nat. 2. Sér. Tom. XVI.
4) Montagne et Leprieur, l. c. vgl. unten, S. 351; auch Corda, l. c.

1. **Hymenogastreen.** H y m e n o g a s t e r Klotzschii kommt, mit O c t a v i a n i a c a r n e a, nicht selten während der Wintermonate auf Heideerde der Blumentöpfe in Gewächshäusern vor, in den ersten Jugendstadien unter der Bodenfläche wachsend, bald über diese vortretend. Sein Fruchtkörper ist in den jüngsten von Hoffmann und mir beobachteten Stadien ein kugeliges Körperchen, das dem Substrat und Mycelium mit einer Seite ansitzt und aus fest verflochtenen Hyphen mit engen, zum Theil Luft führenden Interstitien besteht. Bei ganz kleinen, 1 mm messenden Exemplaren ist auf dem medianen, senkrechten Längsschnitte eine von der Ansatzstelle ausgehende strahlige Faserung unterscheidbar, ältere zeigen ein ganz ordnungsloses Geflecht. Die Oberfläche wird schon zu Anfang von demselben dichten Haarfilze wie die reife Peridie bedeckt. Noch ältere Individuen zeigen im Inneren die Kammern der Gleba als enge, luftführende, vielfach gewundene Lücken; der an diese grenzende Theil der Kammerwände ist luftfrei und zeigt die Structur der Hymenialschichte. Die Lücken selbst werden anfangs von einem lockeren Fadengeflechte erfüllt, das von einer Wand zur entgegenstehenden läuft und allmählich verschwindet.

Nach diesen Daten ist unzweifelhaft, dass die Anlegung der Theile durch Spaltung und Differenzirung der ursprünglich gleichförmigen Gewebemasse geschieht. Soweit ich unterscheiden konnte, beginnt sie in der Peripherie und schreitet nach der Basis fort; an letzterer bleibt ein Stück des ursprünglichen Gewebes (Basalportion) unzerklüftet. Mit der Weiterentwickelung glätten sich die Falten der Kammerwände mehr und mehr aus, die Kammern werden erweitert. Ausdehnung der Tramazellen hat hieran jedenfalls bedeutenden Antheil. Was von anderen Hymenogastreen bekannt ist, stimmt mit dem Angegebenen im Wesentlichen überein. Ueber die fertige Structur ist dem oben Gesagten nichts allgemein Bemerkenswerthes hinzuzufügen. Dies gilt auch für die oben als S e c o t i e e n zusammengefassten Formen. Für andere von den Autoren neben S e c o t i u m gestellte, insbesondere Berkeley's merkwürdiges Polyplocium haben fernere Untersuchungen noch zu entscheiden, ob sie hier- oder anderswohin gehören.

2. **Scleroderma und Lycoperdaceen.** Erbsengrosse Exemplare von Geaster hygrometricus bestehen aus einem gleichförmigen, weichen, lufthaltigen Geflechte zarter septirter Hyphen, das im Inneren weisslich, im Umfang braun ist, und mitten in einem, den Boden oft auf 1 Zoll im Umkreis durchsetzenden Myceliumfilze sitzt. Aeltere, bei kräftiger Entwickelung des Pilzes etwa haselnussgrosse Exemplare lassen in ihrem Umfange die unten zu beschreibende Faserschichte der Peridie unterscheiden, im Inneren weichen die Hyphen zur Bildung der Glebakammern auseinander, in welche die Hymenialfäden hineinsprossen; die zu beschreibende Collenchymschicht ist noch nicht vorhanden, ihre Entstehung habe ich nicht beobachtet. Auch diese Thatsachen zeigen eine Spaltung und Differenzirung eines ursprünglich gleichförmigen Hyphengeflechtes an. Für die übrigen Genera darf nach den vorliegenden Daten das Nämliche angenommen werden. Dies gilt auch, nach Sorokin's neueren Angaben, für Scleroderma verrucosum, nur dass, wenn dieselben richtig sind, das Hymenialknäuel einer jeden Glebakammer aus den Verzweigungen eines einzigen Hyphenastes entstände, welcher von der Wand aus in die Kammer hineinwächst, und zwar in einem sehr frühen Entwickelungsstadium.

Die Reifung der Gleba beginnt bei Geaster hygrometricus (Fig. 146) im Scheitel und schreitet von da nach der Basis fort. Nach Bonorden's und Tulasne's Andeutungen beginnt sie bei Lycoperdon, Scleroderma in der Mittellinie und schreitet centrifugal weiter; nach Sorokin sind bei Scleroderma verrucosum die Orte des Reifungsanfangs nach Individuen verschieden, aber immer im Inneren der Gleba gelegen.

Das fertige C a p i l l i t u m besteht bei den zunächst zu betrachtenden Formen in den meisten Fällen aus einer Unzahl einzelner Röhren oder Hyphenstücke, welche nur mit einander verflochten, nicht aber verwachsen, und daher leicht und ohne Zerreissung isolirbar sind. Gestalt, Grösse, Structur dieser Capillitiumfasern sind nach Gattungen und Arten verschieden, sie können zur Unterscheidung letzterer vortrefflich benutzt werden. Meistens sind die Fasern unseptirt, einzellig: Einfache, oder nur ausnahmsweise verzweigte, kurz spindelförmige Röhren bei G e a s t e r c o l i f o r m i s (Fig. 145, *a*); langgestreckt spindelförmig, meist unverzweigt, mit überaus fein ausgezogenen Enden und bis zum Schwinden des Lumens verdickter Membran bei G. f o r n i c a t u s, f i m b r i a t u s, m a m m o s u s u. a. Bei den L y c o p e r d o n arten sind die Fasern langgestreckt, gekrümmt,

manchmal torulös, einfach oder in einzelne, ganz unregelmässig angeordnete lange Aeste getheilt; die Enden theils fein ausgezogen, theils durch eine breite Querwand geschlossen, welch' letztere die Ansatzstelle der Faser an den früher vorhandenen zarten Tramafaden bezeichnet. Manchmal, zumal bei L. Bovista, giganteum haben sie hie und da eine Querwand. Ihre mässig verdickten Seitenwände sind — im Gegensatz zu den übrigen Genera — mit Tüpfeln versehen. Die Fasern von Bovista (Fig. 145, *b*) sind ohne Querwände und haben das Ansehen eines vielstrahligen Sternes: ein kurzer, dicker Hauptstamm, welcher oft deutlich die frühere Ansatzstelle erkennen lässt, sendet nach mehreren Seiten kurze Aeste aus, letztere sind durchschnittlich viermal dichotom getheilt, die Länge der Dichotomien nimmt mit ihrem Grade zu, die Dicke ab, die des letzten Grades sind haarförmig verlängert und fein ausgezogen. Mycenastrum (Fig. 145, *c*) hat kurze, dicke, einzellige Fasern mit einfach spindelförmigem oder in einige Zweige getheiltem Hauptstamme, welcher, zumal an den Enden, mit kurzen, spitzen Aestchen wie mit Stacheln besetzt ist.

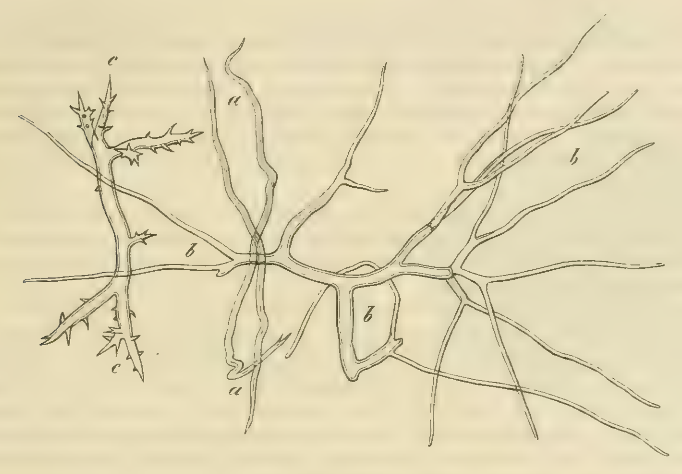


Fig. 145.

Geaster hygrometricus ist unter den hier in Rede stehenden, mir bekannten Formen die einzige, deren reifes Capillitium ein zusammenhängendes Netz bildet. Die reich verzweigten, oft torulösen, ungemein dickwandigen Fasern sind wirr durch einander gekrümmt und mit ihren oft kopfig angeschwollenen Enden fest an einander gewachsen. — Bei Scleroderma fand ich in Uebereinstimmung mit den früheren Beobachtern kein eigentliches Capillitium, sondern nur die vertrockneten desorganisirten Kammerwände. Sorokin's gegentheilige Angabe hat ihren Grund vielleicht darin, dass er eine andere Species untersucht hat als wir.

Die Peridie von Scleroderma ist derb lederartig, im übrigen wesentlich von dem gleichen, oben im Texte beschriebenen faserigen Bau wie die der Hymenogastreen.

Bei Lycoperdon, Bovista, Mycenastrum, Geaster, Sclerangium u. s. f. ist die Peridienwand in zwei concentrische, von einander trennbare Lagen gegliedert — Peridium interius und exterius. Die innere ist eine meist dünne Haut, von papierartiger Consistenz, bei Mycenastrum aber über 2 mm dick, korkartig. Bei Bovista, Geaster, Lycoperdon-Arten (welch' letztere übrigens noch genauerer Untersuchung bedürfen) besteht sie aus mehreren Lagen derber, in der Richtung der Oberfläche verlaufen-

Fig. 145. Isolirte Capillitiumfasern, *a* von Geaster coliformis P. 190fach vergr. *b*, von Bovista plumbea P. 90fach vergr. *c* von Mycenastrum Corium Desv. 90fach vergr.

der Fäden, welche fest miteinander verflochten sind und im Allgemeinen Structur und Ansehen von Capillitiumfasern haben. Bei Geaster hygrometricus sind jene den letzteren völlig gleich und setzen sich continuirlich in sie fort, das Capillitiumnetz ist also der Peridie allenthalben angewachsen. Bei den untersuchten Lycoperden, Geaster fimbriatus, fornicatus sind jene Fäden von den Capillitiumfasern durch geringere Dicke und hellere Farbe verschieden, senden aber ins Innere der Peridie unzählige Zweige, welche, soweit sie frei sind, alle Eigenschaften der Capillitiumfasern haben. Die innere Peridie von Bovista plumbea hat einen ähnlichen Bau und auf ihrer Innenfläche gleichfalls einen dichten wolligen Ueberzug, welcher aus Fasern besteht, die von denen des Peridiengeflechtes entspringen. Dieselben haben aber mit den Capillitiumfasern weder Aehnlichkeit noch Zusammenhang; sie sind lang ausgezogene, feine, unverzweigte Fäden.

Die innere Peridie von Mycenastrum Corium ist ein dichtes, wirres, lufthaltiges Geflecht braunhäutiger Fäden, in der äusseren Region feinfaseriger und dichter als in der inneren. Auf der Innenfläche endigen die Fäden mit spitzen, den Capillitiumfasern ähnlichen, doch stets dünneren Aesten.

Aus den Beschreibungen ist bekannt, dass sich die inneren Peridien der meisten Formen, besonders z. B. Geaster, zuletzt in bestimmter Form am Scheitel öffnen und die Sporen entlassen. Die anatomischen Verhältnisse, welche diesem Vorgang zum Grunde liegen, sind nicht näher untersucht. Wo die innere Peridie in eine Mittelsäule oder eine sterile Basalportion der Gleba übergeht, haben diese, soweit untersucht, im Wesentlichen den Bau der Trama. Die stielartig vorgezogene Basalportion von Lycoperdon ist ähnlich der Gleba gekammert, die Kammerwände aber steril oder nur mit unbedeutenden Spuren von Basidien versehen.

Die äussere Peridie überzieht bei Mycenastrum die innere als eine weissliche, weiche, dünne Haut, welche aus einem lockeren Geflecht farbloser, dünnwandiger, cylindrischer Hyphen besteht, und sich nach der Reife in Lappen abblättert, um schliesslich die innere rein zurückzulassen.

Entwickelter ist das Peridium externum bei Lycoperdon und Bovista. Es besteht hier aus grosszelligem, meist pseudoparenchymatischem Gewebe, welches in manchen Fällen (Bovista plumbea) mehrere Lagen unterscheiden lässt und nach Aussen oft in Form von Warzen, Stacheln u. s. w. vorspringt. In der Jugend liegt es der inneren Peridie fest an, die Elemente beider gehen in einander über. Mit der Reife, wenn die bei der Sporenbildung beschriebene reichliche Wasserausscheidung des Körpers stattfindet, erleidet die innere Lage der äusseren Peridie eine Desorganisation, sie verwandelt sich in eine schmierige oder flüssige Masse, die bald vertrocknet oder resorbirt wird; daher schält sich die äussere Peridie häufig von der inneren ganz los und zerfällt (Vittadini). Bei manchen, vielleicht den meisten Arten (z. B. Bovista plumbea, Lycoperdon perlatum nach Tulasne und Vittadini) betrifft die Desorganisation das ganze äussere Peridium, es verwandelt sich in eine schmierige Masse, welche beim Austrocknen zu einer spröden, fast structurlosen Haut wird.

Complicirter ist der Bau der Peridien von Geaster. G. hygrometricus stellt bis zur völligen Reife einen unter der Bodenoberfläche sitzenden, rundlichen, bis nussgrossen Körper dar (Fig. 146). Kurz vor der Reife unterscheidet man auf dem senkrechten Längsschnitte an der Peridie sechs Schichten. Zu äusserst einen flockig-faserigen, bräunlichen Ueberzug, der sich einerseits in die den Boden durchwuchernden Myceliumstränge fortsetzt, andererseits in die zweite Schicht übergeht: eine dicke, derbe, den ganzen Körper umziehende, braune Haut. Auf diese folgt nach innen eine weisse Schichte, welche an der Basis des Körpers besonders mächtig entwickelt ist und sich hier in die innere Peridie und Gleba unmittelbar fortsetzt. Die beiden letztgenannten Schichten bestehen aus fest verflochtenen, derben, zumeist in der Richtung der Oberfläche verlaufenden Hyphen; sie mögen unter dem Namen Faserschichte zusammengefasst werden. Die weisse Lage derselben ist, mit Ausnahme der in die Gleba übergehenden Basalportion, innen bedeckt von der Collenchymschicht (*c*), einer knorpelig-gallertartigen Schichte, bestehend aus gleichhohen, lückenlos mit einander verbundenen Hyphenzweigen, welche pallisadenartig senkrecht zur Oberfläche stehen und bogig von den Fäden der Faserschicht entspringen. Die stark verdickten, geschichteten Zellwände der Collenchymschicht sind

in hohem Grade quellbar. Innen von dem Collenchym folgt eine weisse Schichte, deren innerste Region die innere Peridie darstellt, während die äussere, die man Spaltschichte nennen kann, aus weichen, locker verwebten, in die innere Peridie vielfach übergehenden Hyphen besteht. Ist der Pilz ganz reif, so reisst, bei Einwirkung von Wasser, in Folge der Quellung der Collenchymschichte, die äussere Peridie vom Scheitel aus sternförmig in mehrere Lappen auf, welche sich zurückschlagen, so dass ihre vom Collenchym bedeckte obere Fläche convex wird. Die Spaltschichte wird hierbei derart zerrissen, dass ihre Elemente als vergängliche Flocken theils an dem Collenchym, theils an der inneren Peridie hängen bleiben. Es ist bekannt, dass die Collenchymschicht ihre Hygroscopicität lange behält und die äussere Peridie lange auf dem Boden liegen bleibt, als ein Stern, der seine Strahlen bei feuchtem Wetter ausbreitet, bei trockenem einwärts krümmt. Bei G. fimbriatus, fornicatus ist die flockige Umhüllung der äusseren Peridie oft stärker entwickelt als bei G. hygrometricus, bei G. fornicatus aus höchst feinen Fäden zusammengewebt; beim Aufreissen der Peridie löst sie sich von der Faserschicht los und bleibt als ein offener leerer Sack unter jener im Boden sitzen. Die Enden des Lappens bleiben mit dem Rande dieses vorläufig in fester Verbindung, und da die Collenchymschicht gewaltig ausgedehnt wird, wölbt sich der aus ihr und der Faserschicht bestehende Stern, zumal bei G. fornicatus, convex nach oben, auf dem Scheitel der Wölbung die innere Peridie tragend. Die Faserschicht ist bei genannten und anderen Arten relativ dünner, als bei G. hygrometricus und nicht in zwei Lagen gesondert. Die Collenchymschicht besteht aus grosszelligem, durchsichtigem Pseudoparenchym, das gleichfalls in Wasser stark aufquillt und durch seine Ausdehnung, sei es Quellung allein, sei es vielleicht auch Wachsthum, das Oeffnen der Peridie und die Wölbung verursacht. Bei G. fornicatus, fimbriatus, coliformis u. a. ist es zartzellig und wird bald nach dem Aufspringen rissig und zur Krümmung der Strahlen untauglich. Bei G. mammosus und, nach Tulasne, rufescens besitzt es dagegen die gleichen dauernden hygroskopischen Eigenschaften wie bei G. hygrometricus.

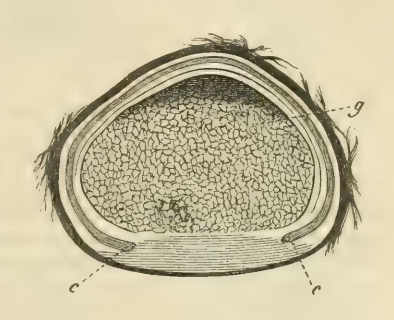


Fig. 146.

3. Von den bisher besprochenen typischen Lycoperdaceen sind die Genera **Batarrea** und **Podaxon** auffallend genug verschieden, um eine besondere Beschreibung zu verlangen. Frühe Jugendzustände sind von beiden nicht bekannt.

Ein halbreifes Exemplar von Batarrea Steveni aus Südrussland, welches ich untersuchte, hat die Gestalt eines polsterförmigen Körpers (Fig. 147, *a*) mit regelmässig convexer oberer Fläche und einem Durchmesser von gegen 7 cm. Der senkrechte mediane Durchschnitt zeigt einen Bau, der sich im Groben dem eines fast reifen Geaster vergleichen lässt. Eine innere Peridie von der Form eines planconvexen, durchschnittlich 1 cm dicken, stumpfrandigen Agaricushutes umschliesst die fast reife Gleba; diese zeigt einen sclerodermaähnlichen Bau, nur dass die stärkeren Kammerwände vielfach senkrecht von der oberen zur unteren Fläche verlaufen; zwischen dem Sporenpulver befinden sich vereinzelte Capillitiumfasern. Sie sind kurz und stumpf spindelförmig, unregelmässig gekrümmt, zeigen an den Enden oder seitlich oft noch deutlich die Spuren ihres früheren Ansatzes und haben innerhalb der zarten glatten Aussenmembran zierliche, braun gefärbte Spiral- und Ringfaser-Verdickungen, wie Berkeley [1]) zuerst beschrieben hat (Fig. 148). Die äussere, der

Fig. 146. Geaster hygrometricus, erwachsenes, fast reifes Exemplar, senkrechter, medianer Längsschnitt, kaum vergrössert. *c* Collenchymschicht, *g* Gleba, deren Scheitel von reifenden Sporen dunkle Farbe anzunehmen beginnt.

1) Hooker's Journ. II, 1843.

inneren überall eng anliegende Peridie stellt über der Oberseite letzterer eine derbe, etwa 1 mm dicke Haut dar, ihre untere Portion ist ein massiger, mitten über 2 cm dicker, polsterförmiger Körper. Spätere Entwickelungszustände zeigen, dass sich zuletzt ein axiles, unter dem Centrum der inneren Peridie liegendes Stück des basalen Polsters zu einem bis fusslangen und 1—1½ cm dicken, aufrechten Stiele mit rissig-grobschuppiger Oberfläche entwickelt, welcher die innere Peridie emporhebt (Fig. 147, *b*). Die Scheitelregion

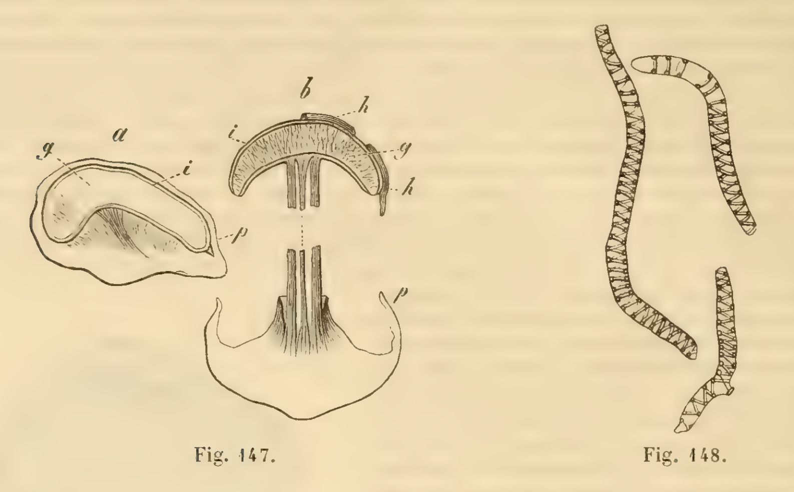


Fig. 147. Fig. 148.

der äusseren wird hierbei von der Basis abgerissen, sie bleibt in Fetzen auf der Oberseite und am Rande der inneren hängen, die Basalportion umgibt das untere Stielende, der Volva von Amanita ähnlich. Schliesslich trennt sich die Wand der inneren Peridie ringförmig unterhalb des Randes, das obere Stück fällt von dem mit dem Stiele verbunden bleibenden unteren und der Gleba ab, die Sporen verstäuben. Das Gewebe von Bat. Steveni besteht durchweg aus derben Hyphen mit meist luftführenden Interstitien; in der Wand des hohlen Stiels verlaufen die Fäden senkrecht und parallel unter einander, wie es bei den meisten Hymenomyceten Regel ist. Gallertgewebe ist nicht vorhanden. Von dem Stiele ist an dem noch mit geschlossener äusserer Peridie versehenen Exemplare nur in sofern eine Andeutung erkennbar, als das Gewebe der Basalportion an der späteren Ursprungsstelle des Stiels etwas dichter und dunkler gefärbt ist, als im Uebrigen.

Fries' Queletia[1]) scheint sich an Batarrea, vielleicht übrigens auch an Tulostoma zunächst anzuschliessen.

Podaxon hat langgestielte, über zollgrosse, eiförmige oder längliche Peridien mit stark papierdicker, schliesslich lappig oder schuppig abspringender Seitenwand, welche gleich dem Stiele derbfaserige Structur zeigt. Dieselbe Structur hat die als Fortsetzung des Stiels die Peridie bis in den Scheitel durchziehende Mittelsäule. Der Raum zwischen dieser und der Wand wird in dem reifen Körper erfüllt von einem zusammenhängenden Capillitium, das aus langen, nur selten vereinzelte Querwände zeigenden, gewundenen

Fig. 147 und 148. Batarrea Steveni Fr. Fig. 147. Senkrechte, mediane Längsschnitte, ⅓ natürliche Grösse, halbschematisch. *a* jüngeres, doch schon grösstentheils reife Sporen führendes, *b* reifes Exemplar (im letzteren vom Stiel nur Scheitel und Basis gezeichnet). *p* und *h* äussere, *i* innere Peridie, *g* Gleba; die Strichelung in dieser bezeichnet die Stellung der stärkeren Tramareste.

Fig. 148. Isolirte Capillitiumfasern, 390fach vergr.

1) K. Vet. Acad. Förhandl. etc. Stockholm 1871, Nr. 2.

Röhren besteht. Dieselben entspringen einerseits, in grosser Zahl, von den peripherischen parallelen Hyphen der Mittelsäule; andererseits verlaufen sie beim jugendlichen Pilze in die Aussenwand der Peridie; nach der Reife ist diese von ihnen abgerissen. Die Röhren sind wenig verzweigt, blinde Enden derselben findet man nur selten und immer nur einerseits. Sie werden nach der Reife zu einem Netze fest zusammengehalten dadurch, dass sie nach allen Richtungen durch einander verschränkt und gewunden sind. Bei P. pistillaris haben sie ziemlich dünne, gelbe Wände und sind im reifen trockenen Zustande bandartig collabirt. Bei P. carcinomatis verhält sich ein Theil derselben ebenso, andere haben dicke gelbbraune Membranen, welche oft fein spiralig gestreift sind und in der Richtung der Streifen gern zu Schraubenbändern zerreissen, wie Berkeley (Hooker's Journ. Vol. IV. S. 292) beschrieben hat. Vgl. Fig. 149.

Die Räume zwischen den Capillitiumfasern sind erfüllt von den Sporen und den vertrockneten Resten der Basidienmembranen, welche, mehr oder minder gebräunt, theilweise den Fasern anhaften. Jüngere, aber schon zur vollen Grösse herangewachsene Exemplare des P. pistillaris oder einer verwandten Art (im Berliner Herbar. sub Schweinfurth, Iter 2, No. 275) zeigten den Raum der Peridie erfüllt von einer Gleba mit äusserst zahlreichen engen und stark gyrösen Kammern, sehr dünnen Tramaplatten und dichter, nur aus den derben viersporigen Basidien bestehender Hymenialschichte. Die Capillitiumfasern sind in diesen Exemplaren schon zu erkennen, als breite, aber zarte Hyphen, welche einerseits in die Peridienwand, andererseits in die Columella übergehen, und in der Gleba, wie bei Lycoperdon, theils in den Tramaplatten, theils quer durch die Kammern verlaufen. Wenn eine Angabe von Corda (Icon. VI, Taf. III, Fig. 44, nebst dem zugehörigen Text) hierher bezogen werden darf, so findet die Jugendentwickelung der beschriebenen gestielten Peridie innerhalb eines später durchbrochenen Peridium externum statt, ähnlich wie bei Batarrea. Jedenfalls steht der l. c. von Corda als »Cauloglossum« beschriebene Pilz Podaxon sehr nahe und ist mit dieser Gattung den Lycoperdaceen anzuschliessen. Nach dem, was soeben und oben für die Secotieen auseinandergesetzt wurde, ist selbstverständlich, dass die Zusammenstellung dieser mit Podaxon in eine besondere Gruppe nur auf oberflächliche Aehnlichkeiten gegründet und unhaltbar ist, die bisherige Gruppe der Podaxineen daher aufgelöst werden muss.

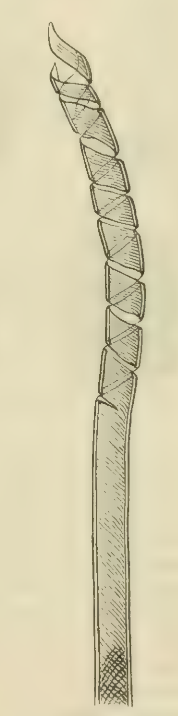


Fig. 149.

4. Die reifen Fruchtkörper der grösseren **Nidularieen** fielen schon den Patres auf als zierliche, etwa 1 cm grosse offene Becher, in welchen meist 10—20 linsenförmige samenähnliche Körper liegen. Den Becher nennt man jetzt Peridium, die samenähnlichen Körper Peridiolen oder Sporangien; bei streng durchgeführter Terminologie müssten sie Gleba-Kammern heissen. Bau und Entwickelung dieser Pilze sind von J. Schmitz, Tulasne, Sachs, Eidam und Brefeld untersucht worden. Sie seien hier mit Zugrundelegung der Arbeiten Sachs' und Brefeld's in den Hauptpunkten zunächst für Crucibulum vulgare Tul. geschildert. Die Fruchtkörper werden angelegt als kugelige Körperchen, welche aus der Verflechtung reich verzweigter Myceläste entstehen. Sie stellen zuerst ein dichtes lufthaltiges, farbloses Geflecht primordialer Hyphen dar, deren peripherische Zweige sich jedoch früh zu derben, braunhäutigen, zackig verästelten Haaren entwickeln, welche die Oberfläche als brauner Filz bedecken. Mit dieser Bedeckung wächst die kleine Kugel,

Fig. 149. Podaxon carcinomatis Fr. Stück einer Capillitiumröhre, 390fach vergr. (Nach einem Expl. des Herbariums d. Leipziger Universität).

durch andauernde Neubildung von Elementen im Inneren ihres Hyphengeflechtes zu einem etwa 6 mm hohen, dicken, cylindrischen oder nach oben conisch verbreiterten Körper heran. In diesem beginnt, noch bevor er die halbe definitive Grösse erreicht hat, die Differenzirung in die bei der Reife vorhandenen Theile und schreitet mit dem Gesammtwachsthum fort. In dem innern, ursprünglich in Folge des Luftgehaltes gleichförmig weissen, resp. undurchsichtigen primordialen Gewebe tritt zuerst eine Sonderung derart ein, dass eine zwischen Peripherie und Mitte liegende Zone in luftfreien Gallertfilz übergeht, daher durchscheinend wird. Die Sonderung dieser Zone beginnt über dem Grunde des Körpers; dieselbe hat eine der Oberfläche dieser folgende, scheitelwärts concave Ge-

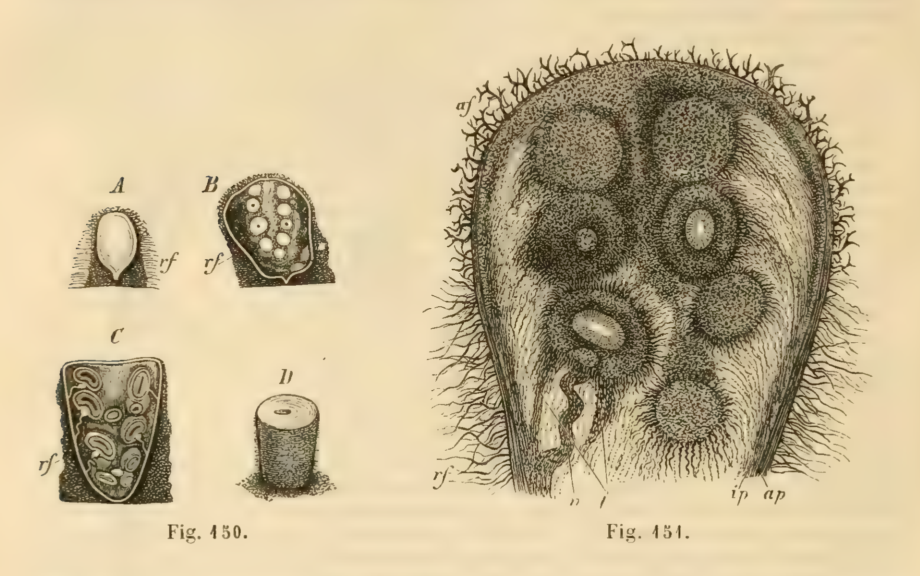


Fig. 150. Fig. 151.

stalt, ist in der Mitte am dicksten, an ihrem Rande scheitelwärts ausgekeilt. Letzterer reicht schliesslich bis gegen die Scheitelfläche der Peridie (Fig. 150 *A*). Das Auftreten dieser Gallertschicht sondert das ausserhalb derselben befindliche dichte, nicht gelatinöse Gewebe von dem übrigen ab, als Seitenwand der Peridie, welche ihrerseits in zwei concentrische Lagen gegliedert wird, eine braunfilzig bleibende äussere und eine weissliche innere. In der Mitte und unter der Scheitelfläche des Körpers unterbleibt die Sonderung vorläufig, von dieser aus ragt das dichte, noch undifferenzirte primitive Gewebe wie ein dicker runder Sack in den Innenraum hinein. Die Differenzirung erstreckt sich nun weiter ins Innere dieses ursprünglich gleichförmigen Körpers und unter gleichzeitiger Volumzunahme aller Theile. Dichter werdende, zunächst runde Partien werden von einander gesondert dadurch, dass die Vergallertung sich von aussen her suscessive zwischen sie erstreckt (Fig. 150 *B*, 151). Sie sind die Anlagen der Glebakammern oder Peridiolen. Während ihres weiteren, selbständigen Wachsthums geht die Vergallertung auch unter

Fig. 150. Crucibulum vulgare. *A—C* mediane Längsschnitte durch reifende Fruchtkörper, wenig vergr., Entwickelungsfolge nach den Buchstaben. *D* Eben reifer Fruchtkörper, im welchen das Epiphragma zu schwinden anfängt, von Aussen gesehen, natürl. Gr. Nach Sachs.

Fig. 151. Crucibulum vulgare. Dünner Medianschnitt durch den obern Theil eines ohngefähr im Alter von *B* Fig. 150 stehenden Fruchtkörpers, stärker vergr., in durchfallendem Lichte gesehen, die dunkeln Stellen lufthaltig. *ap* äussere, *ip* innere Schicht der Peridienwand, *rf* und *af* Haare derselben. *n* Funiculus, *t* diesen umgebende Beutelschicht, zu einem median durchschnittenen Peridiolum gehörend. Nach Sachs.

der Scheitelfläche her; diese bleibt nur bedeckt von einer dünnen Fortsetzung der inneren Peridienwand. Sie ist ursprünglich bekleidet von den braunen Haaren; mit ihrer Vergrösserung durch das Gesammtwachsthum rücken diese auseinander, ohne dass neue gebildet werden, die Bedeckung wird daher von der Haarbekleidung entblösst, als eine dünne weisse Haut, das Epiphragma (Fig. 150 *D*). Mit der Reife zerreisst sie und schwindet, das Gallertgewebe um die Peridiolen gleichfalls, diese liegen im Grunde des jetzt offenen becherförmigen Körpers angehäuft.

Die Peridiolen wachsen nach ihrer Anlegung zu linsenförmiger Gestalt heran und erhalten eine schräg in nach unten offenem spitzem Winkel gegen die Seitenwand der Peridie geneigte Stellung (Fig. 150 *C*, 152). In ihrer Mitte tritt früh eine (zuerst von Gallertfilz, der später schwindet, erfüllte?) Höhlung auf, welche dem Gesammtperidiolum ähnlich gestaltet und relativ eng bleibt, und zur Reifezeit von den länglichen Sporen dicht erfüllt wird. Diese entstehen zu 2—4 auf den Basidien, welche mit Paraphysen zusammen eine dichte, die Höhlung bekleidende Hymenialschicht bilden. Nach der Sporenbildung werden die Elemente dieser derbwandig, sie bilden um die Höhlung eine derbe Pallisadenschichte, welche von der noch härteren dicken Aussenwand des Peridiolum umgeben wird, auf deren Structur hier nicht näher eingegangen werden soll.



Fig. 152.

Nach den vorliegenden Daten ist sicher, dass auch bei den Genera Cyathus und Nidularia die Entwickelung des Fruchtkörpers in der beschriebenen Weise abläuft, nur dass bei letztgenannter Gattung die Gestalt und Oeffnung der Peridie weniger regelmässig sind. Für Nidularia bleibt dem Gesagten nichts hinzuzufügen. Speciell ist die Oberfläche der Peridiolen überall gleichförmig gebaut, wenigstens in den bekannten Stadien, jüngste Entwickelungszustände sind noch nicht untersucht. Bei Crucibulum und Cyathus kommen dagegen an der Oberfläche der reifen Peridiolen noch eigenthümliche Appendices vor, welche bei dem Differenzirungsprocess gleich den übrigen Theilen aus deren primitivem Gewebe herausmodellirt werden, indem sie an der Vergallertung nicht Theil nehmen, deren Entwickelungsgeschichte im übrigen noch nicht ganz klar und theilweise controvers ist (vgl. Fig. 150, *c* 151 *n*, *f*, 152). Im reifen Zustande hat die Peridiole von Crucibulum in der Mitte der peridienwärts stehenden Fläche eine nabelartige Einsenkung und in dieser liegt ein im intacten Zustande glatter, runder, nach aussen pro-

Fig. 152. Crucibulum vulgare. Dünner Medianschnitt durch einen Fruchtkörper etwa wie Fig. 151, noch stärker vergr. Zwei Peridiolen mit ihren Funiculi sind median getroffen, eine dritte, zwischen beiden liegende ist aussen durch den Schnitt gestreift. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 151. Nach Sachs.

minirender Körper. Derselbe besteht aus einem dichten Strang sehr dünner Hyphen, welche zu einem dichten Knäuel zusammengewickelt und gebogen sind, welches daher Nabelknäuel oder Nabelbüschel genannt werden kann. Die Hyphen werden von farbloser Gallerte umgeben, und bei Zutritt von Wasser quillt diese und das ganze Büschel, die Hyphen werden weich, und eine leichte Zerrung genügt, um sie zu einem 3—4 cm langen fein fadenförmigen Strange auszustrecken. Die Hyphen des Büschels sind einerseits inserirt in die Aussenschicht der Wand des Peridiolums. Auf der diesem abgekehrten Seite setzen sie sich, im vollständigsten Falle, in dichter paralleler Vereinigung fort in einen glatten, etwas gewellten, dem unbewaffneten Auge als ein Fädchen sichtbaren Strang, den Funiculus, welcher der Innenfläche der Peridienwand inserirt ist. In der Jugend, während der Differenzirung, sind Strang und Knäuel locker eingeschlossen von einer Hyphenschichte, die wie ein in der Richtung des Funiculus gespannter Beutel den Gallertfilz durchzieht. Mit der Ausbildung nimmt der Beutel an der Vergallertung Theil, Reste desselben verbleiben jedoch als dünner Ueberzug, zumal über dem Knäuel Die Existenz des Funiculus wird von Brefeld, gegen Tulasne und Sachs, für Crucibulum bestritten; für viele Fälle jedenfalls mit Unrecht. An manchen Peridiolen konnte ich ihn allerdings auch nicht finden, das Knäuel zeigte jedoch immerhin noch ein ihm entsprechendes Spitzchen. Es scheint hiernach, dass er in solchen Fällen schliesslich selber an der Vergallertung Theil nehmen kann.

Bei Cyathus persistiren, unter sonst ähnlichen Verhältnissen sowohl Knäuel als Strang als Beutel, und hieraus resultiren etwas complicirtere, nach der Species im Einzelnen verschiedene Erscheinungen.

Bei C. striatus z. B. hat der intacte Funiculus eine Länge von durchschnittlich etwas über 2 mm. Er ist ungefähr cylindrisch und in der Mitte durch eine tiefe quere Einschnürung in ein unteres und oberes Stück getheilt. Jenes und das dünne Mittelstück besteht aus einem Geflechte reich verästelter, dickwandiger aber feiner Hyphen, welches trocken spröde, befeuchtet zähe und bis auf etwa die doppelte Länge ausdehnbar ist. Das obere Stück stellt einen vom unteren zur Peridiolumwand ausgespannten, in diese übergehenden Beutel dar; in diesem liegt ein aus feinen parallelen Hyphen bestehender fadenförmiger Strang, der etwa 3 cm lang und daher in dem nur 1 mm langen Raume des Beutels in zahlreiche Windungen gelegt ist. Das obere Ende des Stranges ist dem Peridiolum inserirt, das untere geht in ein Knäuel über, welches, dem Nabelknäuel von Crucibulum gleich, von Gallerte umhüllt und in das etwas angeschwollene untere Ende des Beutels eingeschlossen ist. Die Wand des Beutels ist dem unteren Stücke des Funiculus im Wesentlichen gleich gebaut. Der ganze Körper ist im trockenen Zustande ziemlich spröde. Durch Aufsaugung von Wasser schwillt er an, wird weich und biegsam; der gewundene Strang lässt sich nach Zerreissung des Beutels zu seiner oben bezeichneten Länge ausstrecken, ohne erheblich über diese hinaus gedehnt werden zu können; das Knäuel verhält sich dem von Crucibulum ganz gleich, durch leichte Zerrung werden seine Hyphen in dem Maasse gestreckt, dass der ganze Strang auf eine Länge von 8 cm ausgezogen werden kann. Die Hyphen des streckbaren Gewebes der Funiculi sind dünn und mit meist bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Wänden versehen. Sie bestehen aus langen Gliederzellen, die mit angeschwollenen Enden aufeinanderstehen und an diesen eigenthümliche Schnallenbildungen zeigen.

Es ist, wie auch Brefeld andeutet, wahrscheinlich, dass diese zu Fäden ausziehbaren, gelatinös klebrigen Hyphenknäuel und Funiculi Apparate für die Verbreitung der Peridiolen durch Thiere und für die Beförderung der Sporen zur Keimung darstellen. Dies um so mehr als eine spontane Dehiscenz der Peridiolen nicht eintritt. Der Verlauf der hier eventuell in Betracht kommenden Erscheinungen ist jedoch noch nicht bekannt.

5. Die Entwickelung der Fruchtkörper der **Phalloideen** ist für Phallus (impudicus und caninus) und Clathrus genauer studirt. Sie entstehen bei den erstgenannten (Fig. 153) als ovale, etwa 1 mm grosse Anschwellungen an den Myceliumsträngen und bestehen zuerst aus einem gleichförmigen, dichten, lufthaltigen Geflecht sehr zarter (primordialer) Hyphen. In grösser gewordenen Exemplaren (*u*, *v*) differenzirt sich dieses zunächst in eine kuppelförmige, vom Insertionspunkte aus sich senkrecht erhebende Mittelsäule, eine die letztere umhüllende, glockenförmige Schichte von Gallertfilz —

Gallertschichte — und eine die letztgenannte umgebende, an der Insertionsstelle in die Mittelsäule übergehende weisse Haut, die äussere Peridienwand. Die beiden letztgenannten Theile bestehen aus dem primordialen Gewebe. Mit der weiteren Vergrösserung, bei welcher der ganze Körper schmalere Eiform erhält und Aussenwand

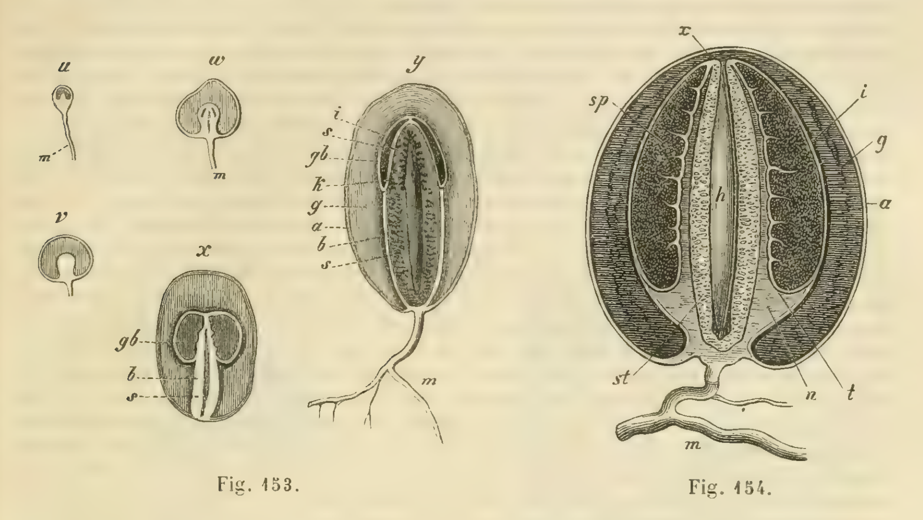


Fig. 153. Fig. 154.

sowohl wie Gallertschicht unter gleichbleibender Structur an Umfang und Dicke zunehmen, erhält die Mittelsäule die Gestalt eines runden, von cylindrischem Stiel getragenen Kopfes. Ihr zunächst gleichförmiges primordiales Gewebe differenzirt sich dabei in die Gleba, das den Phalloideen eigenthümliche, im vorliegenden Falle einen einfachen spindelförmigen Stiel darstellende Receptaculum dieser, und eine die genannten Theile umziehende weisse Haut (*w*, *x*). Diese bildet die innerste Schichte der Peridienwand, welch letztere somit aus drei concentrischen Lagen besteht: der weissen Aussen- und Innenhaut, die am Grunde ineinander übergehen, und der zwischen beiden liegenden, weit mächtigeren Gallertschicht. Die Gleba liegt in dem kopfförmigen oberen Theile der Mittelsäule, in Form eines horizontal stehenden dicken in seinem Querschnitt halbkreisförmigen Ringes, welcher aussen von der inneren Peridienhaut umzogen wird und mit seiner Innenfläche einem kegelförmigen axilen Stücke der Mittelsäule anliegt. Dieses Stück, welches kurz als Kegel bezeichnet sein mag, geht durch die ganze Gleba hindurch bis zum Scheitel der Mittelsäule. Die Structur der Gleba gleicht der der Hymenogastreen und Lycoperdaceen ohne Knäuel. Ihre Kammern sind sehr zahlreich und eng, die Trama besteht, bei einigermaassen vorgeschrittener Entwickelung, aus weichem Gallertgewebe, ihre Platten entspringen einerseits von der inneren Peridienwand, andererseits von dem Kegel. Die der Gleba angrenzende äusserste Zone des letzteren spaltet sich bei Ph. impudicus (Fig. 154) früh als besondere Schichte von dem inneren Gewebe ab, um zuletzt den freien, kegelförmigen »Hut«, welcher die Gleba trägt, darzustellen. Bei Ph. caninus unter-

Fig. 153. Phallus caninus, junge Fruchtträger zum Theil dem Mycelium (*m*) aufsitzend, mediane, senkrechte Längsschnitte, natürl. Gr. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *u*—*y*; *y* noch nicht völlig erwachsenes, doch sporenreifes Exemplar. *a* Aussenwand, *i* Innenwand, *g* Gallertschicht der Peridie. *b* Basalstück, *k* Kegel, *s* Stiel, *gb* Gleba.

Fig. 154. Phallus impudicus, fast reifes Exemplar vor Streckung des Stiels. Medianer Längsschnitt, $^2/_3$ nat. Gr. *m* Mycelium; *a* Aussen- *i* Innenwand, *g* Gallertschicht der Peridie; *st* Stiel, *h* die gallerterfüllte Höhlung desselben; *t* unterer Rand des »Huts«, *sp* Gleba; *n* das napfförmige Basalstück. *x* Die Stelle wo die Peridie bei Streckung des Stiels aufreisst. Nach Sachs.

bleibt diese Spaltung. Der Stiel ist ein die Längsachse der ganzen Mittelsäule von deren Scheitel bis gegen die Basis hin durchziehender, erst sehr schmal, später breiter spindelförmiger Körper. Seine erste Anlage erscheint als ein durchscheinender Streifen und ist von dem weissen, lufthaltigen primordialen Gewebe nur durch den Mangel der Luft in seinen Interstitien unterschieden. Mit dem weiteren Wachsthum differenzirt sich das gleichförmige Hyphengeflecht in einen axilen Gewebestrang und eine peripherische Schicht, die Stielwand. Letztere besteht aus Platten eines rundzelligen Pseudoparenchyms, welche, ähnlich wie die der Gleba, zur Bildung einer (Ph. caninus) oder mehrerer (Ph. impudicus) Schichten ringsum geschlossener Kammern mit einander verbunden sind. Diese sind gross, aber von oben nach unten so sehr zusammengedrückt, dass die Weite ihres Innenraums der Dicke ihrer Wände kaum gleichkommt; die Wände selbst sind vielfach gewunden und gefaltet. Die Kammern sind ausgefüllt von weichem Gallertfilz, und das gleiche Gewebe bildet auch den axilen Strang des Stieles. In dem obersten Ende ist die Stielwand nur mit grubig faltiger Oberfläche versehen, im Innern nicht gekammert. Einmal angelegt vergrössert sich der Stiel gewaltig, das Parenchym seiner Wand von dem Zeitpunkte an, wo es deutlich unterschieden wird, nur durch Ausdehnung seiner Zellen. Mit der Vergrösserung des Stiels hält das Wachsthum der beiden äusseren Schichten und der Innenwand der Peridie, soweit sie die Gleba umgibt, gleichen Schritt. Das Gewebe des Kegels und des unterhalb der Gleba befindlichen Theiles der Mittelsäule nimmt dagegeu in dem Maasse an Mächtigkeit ab, als der Stiel sich ausdehnt. Bei Ph. caninus (Fig. 153, *y*) stellt es zuletzt nur noch eine dünne, weisse Haut dar; bei Ph. impudicus bleibt es unterhalb der Gleba mächtiger, ein napfförmiges, das untere Stielende stützendes Basalstück darstellend (vgl. Fig. 154); in dem Kegel wird es gleichfalls zu einer dünnen, weissen Haut ausgedehnt. Die Gleba, in welcher mit der Dehnung des Stiels die Sporenbildung ihr Ende erreicht hat oder demselben nahe ist, wird bei Ph. caninus zu einer dünnen, den oberen Theil des Stiels dicht unter der äussersten Spitze überziehenden, kegelförmigen Kappe ausgedehnt; bei Ph. impudicus vermindert sich ihre Dicke im Verhältniss zu der Ausdehnung ihrer Oberfläche weniger, die Fäden der Trama zeigen selbst ein actives Wachsthum durch Ausdehnung ihrer Zellen. In der Structur der den Stiel umgebenden Theile tritt während dieser Vergrösserung ausser einer deutlichen Grössezunahme der Hyphen keine hier erwähnenswerthe Veränderung ein. Die Parenchymzellen des Stiels selbst bleiben stets zartwandig und von wässeriger Flüssigkeit erfüllt. Zuletzt steht alles Wachsthum durch Ausdehnung vorhandener oder Bildung neuer Zellen in allen Theilen still, und nun erfolgt eine plötzliche Längenstreckung des Stiels; dieser drängt die auf seiner Spitze befestigte Gleba gegen den Scheitel der Peridie, durchbricht diesen und hebt die Gleba weit über denselben empor. Die Längenstreckung erfolgt lediglich dadurch, dass die gefalteten Parenchymplatten seiner Wand aufgerichtet und geglättet werden, wie die Falten einer papiernen Handlaterne um den Vergleich des alten Schäffer zu wiederholen, bis die Höhe der Kammern ihrer Breite wenigstens gleich ist. Und zwar geschieht die Aufrichtung der Kammern indem sie durch Ausscheidung von Luft in ihrem Innern gleichsam aufgeblasen werden. Der Gallertfilz, welcher sie anfangs erfüllt, zerreisst und verschwindet, und auch der axile Gallertstrang wird zerrissen und durch Luft ersetzt. Bei Ph. impudicus findet dieser Process an allen Puncten gleichzeitig statt, bei Ph. caninus beginnt er oben und schreitet langsam gegen das untere Ende fort. Mit der Streckung des Stiels reisst die innere Peridie von Ph. caninus unter der Gleba ringförmig durch, ihr oberes Stück, sammt dem Reste des Kegels wird mit dieser emporgehoben, das untere bleibt rings um die Stielbasis stehen. Bei Ph. impudicus reisst auch die innere Peridienwand an ihrem Scheitel, die Gleba spaltet sich von ihr ab und tritt aus ihr hervor. Ein ringförmiger Querriss im unteren Theile des Kegels trennt das um die Stielbasis stehen bleibende, napfförmige Basalstück von der oberen Portion; diese wird in Fetzen zerrissen, der Hut, welcher die Gleba trägt, hierdurch von dem Stiele getrennt, mit Ausnahme seines oberen, der Stielspitze fest angewachsenen Randes.

Es ist aus den Beschreibungen genugsam bekannt, dass die ins Freie getretene Gleba in Folge eines Zerfliessens ihres Gallertgewebes als eine die Sporen enthaltende schmierige Masse von ihrem Träger abtropft. Bei Ph. caninus nehmen der Kegel und der die Gleba überziehende Theil der inneren Peridienwand an diesem Desorgani-

sationsprocess Theil, sie werden schon vor dem Zerfliessen jener unkenntlich. In Betreff weiterer Einzelheiten und Artunterschiede verweise ich auf die unten anzuführenden ausführlicheren Arbeiten und die Beschreibungen in den systematischen Werken.

Clathrus cancellatus stimmt, wie seit Micheli bekannt ist, mit Phallus überein in Beziehung auf die Beschaffenheit der Gleba und der Peridie. Das Receptaculum aber, welches jene aus letzterer hervorhebt, hat die Form eines grobmaschigen, die Aussenfläche der Gleba umgebenden Netzes oder Gitters. Wie wir besonders durch Tulasne (Expl. sc. d'Algérie) wissen, beginnt die Entwickelung dieser Theile auch hier mit einer Sonderung des gleichförmigen Gewebes des jungen Fruchtkörpers in Mittelsäule, Gallertschicht und äussere Peridienwand (Fig. 155). Von letzterer gehen netzförmig anastomosirende, plattenförmige Fortsätze zur Oberfläche der Mittelsäule, die Gallertschichte wie

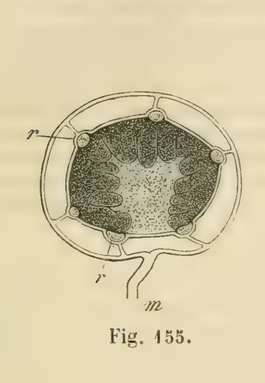


Fig. 155.



Fig. 156.

Septa durchsetzend. Die untersten derselben convergiren nach dem Insertionspunkt der Säule resp. des ganzen Körpers und vereinigen sich hier. Die Mittelsäule differenzirt sich zunächst weiter in die innere Peridienwand, die Gleba und einen rundlichen, knorpelig gelatinösen, axilen Körper. Letzterer nimmt den ganzen centralen Theil ein; an seinem Grunde sitzt er der Peridie auf und geht in diese über, seine ganze Oberfläche mit Ausnahme der Insertionsstelle wird von der dicken Gleba überzogen, die Tramaplatten dieser entspringen allenthalben von ihm, sein Umfang erscheint daher auf dem Durchschnitte mit zahlreichen, in die Gleba strahlig einspringenden, ungleichen Fortsätzen und Zacken versehen. In den netzförmigen Streifen wo die von der Aussenwand der Peridie ausgehenden Septa auf die Innenwand treffen, ist das weisse (primordiale?) Gewebe dieser mächtiger als in den Zwischenräumen zwischen ihnen. In diesen Streifen entsteht nach Anlegung der Gleba das Receptaculum. Mit der Reife dehnt sich dies gewaltig und tritt an dem Insertionspunkt sitzen bleibend oben aus der aufreissenden Peridie weit hervor (Fig. 156). Die Gleba sammt ihrem vom Insertionspunkt losgelösten gelatinösen Träger sitzt dabei dem obersten Theile seiner Innenfläche an; wie bei Phallus zerfliesst das

Fig. 155. Clathrus cancellatus. Junger Fruchtkörper, median längsdurchschnitten. *m* Mycelium, *r*, *r* Durchschnitte durch die Stränge des Receptaculum, welches die (dunkel schattirte) Gleba umgibt. Weitere Erklärung im Texte. Schematisirte Figur, nach Tulasne's u. Berkeley's Abbildungen. Nat. Gr.

Fig. 156. Clathrus cancellatus. Reifes Exemplar; das mit relativ engen Durchbrechungen versehene Receptaculum aus der gerissenen Peridie hervorgetreten. $1/2$ nat. Gr. Nach einer Photographie Bornet's skizzirt.

ganze gallertige Gewebe bald zu einer mit den Sporen abtropfenden Schmiere. Der Bau des fertigen Receptaculums gleicht, wie besonders Corda's Darstellungen zeigen, dem von Phallus so sehr, dass eine Uebereinstimmung der Entwickelung seiner Gewebetheile und seines Ausdehnungsmechanismus mit den für letztgenannte Gattung beschriebenen kaum zweifelhaft ist, obgleich directe Beobachtungen hierüber fehlen.

Man kennt von Phalloideen eine ziemlich grosse Anzahl sehr mannichfaltiger und zum Theil sonderbarer Formen, die meisten allerdings nur in vereinzelten reifen Exemplaren. Eine reichhaltige Zusammenstellung derselben findet sich besonders in Corda's Icones V und VI. Was man von ihnen kennt, zumal Gestaltung und Bau der Peridien, der Gleba, der Sporen und besonders die Structur der Receptacula stimmt mit den für Phallus und Clathrus bekannten in den Hauptpunkten so vollständig überein, dass an einer Uebereineinstimmung ihrer Entwickelung nicht gezweifelt werden kann. Tulasne's Untersuchungen an jungen Körpern von Colus hirudinosus und Corda's an Ileodictyon bestätigen dtese Ansicht.

Die Hauptverschiedenheiten der Formen liegen in der Gestaltung der — immer wie bei Phallus und Clathrus aus den Peridienwänden vortretenden — Receptacula. Die einen von diesen nähern sich in ihrer Gestaltung allerdings Phallus, andere Clathrus, noch andere aber weichen von beiden erheblich ab, wie z. B. Aseroe mit dem von dickem, aufrechtem Stiel getragenen Stern, mit dichotomen, horizontal ausgebreiteten oder schräg aufrechten Strahlen und ursprünglich auf dem Mittelfeld über dem Stiel sitzender Gleba. Schon nach dem jetzt vorliegenden, bei der Seltenheit resp. Vergänglichkeit der meist aussereuropäischen Arten jedenfalls noch sehr lückenhaften Material lässt sich aber doch mindestens die Mehrzahl der Formen in eine allmählich abgestufte Verwandtschaftsreihe

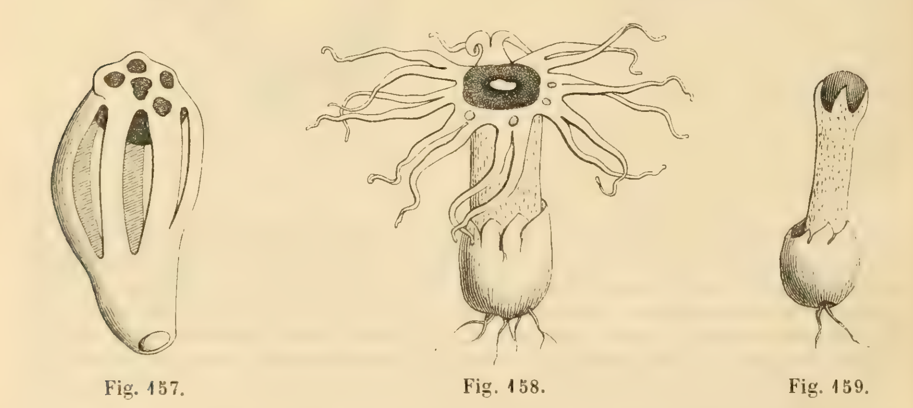


Fig. 157. Fig. 158. Fig. 159.

stellen, deren eines Ende von Clathrus (vgl. Fig. 156), das andere von Phallus (Fig. 153), Lysurus und ähnlichen Formen gebildet wird. Schon Fries (Summa veget. Scand. 434) deutet dieses Verhältniss an. Colus hirudinosus (Fig. 157) stimmt in der Entwickelung mit Clathrus cancellatus genau überein. Während aber bei letzterem die Basis des Receptaculums nur aus einigen kurzen convergirenden und am äussersten Grunde verbundenen Netzstreifen besteht, ist sie bei Colus schon zu einem hohlen, oben und unten

Fig. 157. Colus hirudinosus, Skizze eines reifen, isolirten Receptaculums, welches aus der Peridie vorgetreten war. Unter der siebartigen Endplatte hängt die (schwarze) Gleba. Doppelte nat. Grösse. Nach Tulasne in Expl. scientif. d'Algérie.

Fig. 158. Aseroe rubra, Skizze eines reifen, aus der unten anhängenden Peridie vorgetretenen, die Gleba in der Mitte der strahligen Ausbreitung tragenden Receptaculum. Halbe nat. Gr. Nach Berkeley, in Hooker's Journ. Vol. III, Tab. V.

Fig. 159. Aserophallus. Reifer Fruchtkörper, nat. Gr. Nach Montagne u. Leprieur l. c.

offenen, cylindrisch-conischen Stiele von fast einem Drittel der Gesammtlänge des ganzen Körpers entwickelt. Der Stiel theilt sich oben in 6—8 bandförmige Arme, welche meridianartig aufsteigend mit ihren oberen Enden in einer kleinen, grob-siebartig durchlöcherten Endplatte zusammenfliessen. Das Ganze stellt also zwar ein Netz dar, die Stellung der Gleba in diesem ist auch die gleiche wie bei Clathrus, die Gestalt des Netzes aber eine andere, weit regelmässigere. Lässt man die Meridianarme frei, ohne die Endplatte aufhören, so erhält man das Schema, welches in Aseroe (Fig. 158), Calathiscus in verschiedener Einzelgestaltung ausgeführt ist: Die Gleba über dem Ende des in divergirende Arme gespaltenen Stiels getragen.

Aserophallus[1]) endlich (Fig. 159) hat einen relativ langen cylindrischen Stiel und dieser spaltet sich unter der seinem Scheitel aufsitzenden runden Gleba in vier diese umfassende kurze Arme. Damit findet schon eine sehr starke Annäherung an die Gestalt von Phallus statt, zumal wenn man sich die einzige mögliche Form der Theile während ihres Eingeschlossenseins in der Peridie construirt. Die Höhlung des Stiels ist allerdings auch hier noch zwischen den Lappen weit geöffnet — die etwas persistentere dünnhäutige Aussenschicht der Gleba ändert hieran nichts. Um zur Gestaltung von Phallus caninus oder von Simblum zu gelangen, muss Scheitelverschluss des Stiels und conische, in die Gleba hineinragende Vortreibung dieses nebst vollständigem Schwinden der Lappen eintreten. Uebergangsformen in dieser Richtung sind zur Zeit nicht bekannt. Aber auch wenn sie nicht noch gefunden werden, sind die vorhandenen wohl ausreichend zur Illustration des verwandtschaftlichen Zusammenhanges. Andere Genera als die genannten habe ich in die Vergleichung nicht aufgenommen, weil sie nicht völlig klar oder ihre Heranziehung überflüssig. Sie mögen in der descriptiven Litteratur nachgesehen werden.

In dieser Phalloidenreihe bilden Phallus und nächstverwandte die von den übrigen Gastromyceten am meisten divergenten Glieder. Clathrus vermittelt den Anschluss an jene und zwar an Lycoperdaceen. Man braucht, um dies zu finden, nur seine reifenden, noch geschlossenen Fruchtkörper mit jenen von Geaster, die Collenchymschicht der meisten Arten dieser Gattung (G. hygrometricus am wenigsten) mit dem Receptaculum von Clathrus zu vergleichen. Besonders anschaulich wird das Verhältniss dadurch, dass es Individuen von Cl. cancellatus gibt, bei welchen die Streifen des Gitters, selbst nach der Reife, excessiv breit, die Lücken nur enge Spalten sind, das Receptaculum also einen nur wenig durchbrochenen Hohlkörper darstellt.

Noch vollständiger scheint mir der Anschluss zwischen Clathrus und Geaster vermittelt zu werden durch die noch wenig genau bekannte, vorwiegend amerikanische Gattung Mitremyces. Auf die Beschreibung derselben gehe ich jedoch hier nicht ein, zumal kein hinreichend vollständiges entwickelungsgeschichtliches Material vorliegt. Ueber die derzeit eruirten Thatsachen vgl. E. Fischer in d. Bot. Zeitg. 1884.

6. Anhangsweise seien schliesslich noch die Genera **Tulostoma**, **Polysaccum** und **Sphaerobolus** beschrieben, weil sie vom Typus der vorgenannten Gruppen in bemerkenswerther Weise abweichen. Es bedarf allerdings keines besonderen Nachweises, dass sie sich an jene, zumal Lycoperdaceen nahe anschliessen und in dieser Stellung als Repräsentanten besonderer, zur Zeit kleiner, den obigen zu coordinirender Abtheilungen betrachtet werden können.

Die Peridien von Tulostoma entstehen nach Schröter an unterirdischen Mycelsträngen, wahrscheinlich als Aussprossungen von diesen zuerst gebildeter, bis 6 mm breiter flacher Sclerotien. Sie sind bei 4 mm Grösse runde gleichförmige Geflechte primordialer Hyphen, deren oberflächliche Verzweigungen eine den Sandkörnern des umgebenden Bodens angewachsene flockige Hülle bilden. Bei einer Grösse von 6—8 mm ist die Differenzirung in Peridie und Gleba eingetreten. Jene ist eine relativ dicke, ringsum gehende Hyphenschicht, oben conisch verdickt zur Anlage der später geöffneten Mündungspapille; unten ebenfalls verdickt, und zwar breit-umgekehrt-conisch. Sie sondert sich hier weiterhin in einen axilen, unter der Mitte der Gleba stehenden Cylinder und einen diesen scheidenartig umgebenden Theil. Jener streckt sich bei der Reife zu dem cylindrischen Stiel, welcher 3—6 cm lang wird und die Peridie über den Boden erhebt; die Scheide

1) Montagne et Leprieur, Ann. sc. nat. 3. Sér. T. 4 (1844).

wird hierbei durch einen Querriss getrennt in ein unteres, die Stielbasis, und ein oberes, das obere Ende des Stiels umgebendes Stück, so wie es Vittadini dargestellt hat. Vgl. Fig. 160. Beide Stücke vertrocknen dann. Sonderung in innere und äussere Peridienwand findet nicht weiter statt. Die Gleba stellt anfangs einen nierenförmigen, später zu Kugelgestalt heranwachsenden Körper dar, der durch den Mangel der Kammerung sich auszeichnet. Er wird aus einem gleichmässigen Gewirr etwa 2 μ dicker Hyphen gebildet, die als Zweige die oben (S. 334) beschriebenen, absonderlich gestalteten Basidien produciren. Noch ehe der Stiel zu wachsen anfängt, ist die Sporenabschnürung fertig, die Basidien zerfliessen, die Bräunung der Sporenmembranen findet aber erst jetzt statt und zwar, nach Schröter, von der Mitte gegen den Umfang der Gleba fortschreitend. Ein grosser Theil der Gleba-Hyphen beginnt kurz vor dem Schwinden der Basidien sich zu dem dichten, derbfaserigen, netzförmigen, der Peridienwand wie bei Geaster hygrometricus überall angewachsenen Capillitium auszubilden.

Eine fernere absonderliche und noch der Untersuchung werthe Erscheinung ist Polysaccum: Grosse, längliche oder keulige Körper, mit Ausnahme einer dünnen äussersten Faserschichte durchaus gekammert; einige concentrische Lagen peripherischer Kammern sind kleiner, steril und stellen mit einander ein Peridium dar; die inneren polyedrisch, bei der Reife bis zu Erbsengrösse herangewachsen, zur Zeit der Sporenanlegung etwa 1 mm gross, und ausgefüllt von einem dichten, aus sterilen und basidientragenden Hyphen geflochtenen Hymenialknäuel. Die Hyphen dieses haben durchweg weich gelatinöse Membranen und das ganze lässt sich unversehrt aus der braunen Trama herausschälen. Zur Zeit der Reife ist in der Kammer nur noch chocoladebraunes Sporenpulver vorhanden, die Tramaplatten sammt Peridie desorganisirt, vertrocknet, zerbröckelnd. Capillitium wird nicht gebildet. Die Ausbildung der Kammern beginnt im Scheitel und schreitet, wie es scheint sehr langsam, gegen die tief im Sandboden steckende Basis der Peridie fort. Man findet Exemplare, deren obere Hälfte schon ganz reif ist, während in der unteren alle Entwickelungsstadien in ununterbrochener Reihe über einander stehen. Jüngere Zustände sind nicht untersucht. Aehnliches Verhalten scheint Berkeley's Phellorinia zu zeigen. Die Uebereinstimmung mit Scleroderma ist evident; vielleicht bildet Polysaccum mit Phellorinia, Scleroderma und Melanogaster eine distincte, durch die die Kammern ausfüllenden Hymenialknäuel ausgezeichnete Gruppe.

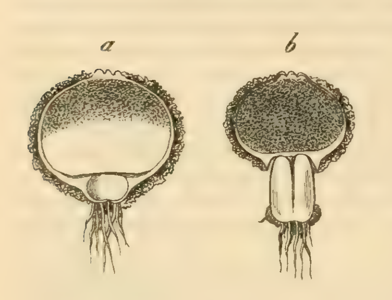


Fig. 160.

Die reife Peridie von Sphaerobolus stellatus ist etwa senfkorngross, weiss, dem Substrat (gewöhnlich verwesendem Holz) auf- oder eingesetzt. Ihrer Gliederung nach lässt sie sich mit Geaster vergleichen. Eine dicke Aussenwand umschliesst ein gegen 1 mm grosses, kugeliges (hier auch Sporangium genanntes) peridium internum. Dieses besteht zur Zeit der Reife zu grossem Theil, auch in seiner Aussenfläche, aus zähem Schleim, dem zahlreiche Basidiosporen und andere, diese begleitende Zellen eingebettet sind. In der Jugend besteht es aus einer zartfädigen Gleba, welche von einem dünnen, an die Aussenperidie grenzenden Hyphengeflecht umgeben und durch lufthaltige schmale Tramaplatten unvollständig und unregelmässig gekammert ist. Die Kammern werden von basidientragenden Hyphenzweigen in dichter Verflechtung erfüllt, die Basidien gliedern meist je 5—7 Sporen ab. Zuletzt wird die Hyphenmasse des Körpers zum grossen Theile zu dem erwähnten zähen und klebrigen, von E. Fischer näher studirten Schleime desorganisirt. Es bleiben in letzterem nur erhalten die reifen Sporen und ausser diesen, zumal in der Peripherie, isolirte ein- oder wenigzellige Stücke der Trama- und der basidientragen-

Fig. 160. Tulostoma mammosum Fr. Natürl. Grösse. Mediane Längsschnitte. *a* vor Streckung der Stielanlage, Gleba am Scheitel die dunkle Färbung der Reife annehmend. *b* nach Beginn der Stielstreckung. Nach Vittadini.

den Hyphen. Diese Stücke werden theils zu blasigen, die Basidiosporen an Grösse mehrmals übertreffenden Schleimzellen, welche später keiner Weiterentwickelung fähig sind, sondern auch ihrerseits der Desorganisation verfallen; theils zu anderen Sporen oder Gemmen: ursprünglich einzelne oder zu wenigen reihenweise verbundenene, kurz cylindrische, dünnwandige und protoplasmareiche Zellen, die von den Basidiosporen durch ihre Gestalt verschieden und bevorzugt keimfähig sind. Auf sie wird unten, S. 355 zurückzukommen sein. Die Aussenwand besteht aus zwei concentrischen Haupt-Schichten: einer peripherischen, wiederum in zwei Lagen gegliederten, aussen flockig-weissen, und einer inneren. Letztere gliedert sich abermals in zwei: eine peripherische, der äusseren anliegende dichte Faserschicht und eine dieser innen angewachsene Collenchymschicht, welche der Hauptmasse nach aufgebaut ist aus einer Lage pallisadenartig zur ganzen Kugel radial gestellter, relativ grosser Zellen. Mit voller Reife reisst die ganze Aussenwand am Scheitel sternförmig in etwa 6—7 Lappen auf, die sporenerfüllte innere Peridie bleibt dabei zunächst unverschoben. Das Aufreissen geschieht in Folge vorwiegender Flächenausdehnung der Collenchymschicht. In dieser dauert nun nach dem Aufreissen das Wachsthum in Richtung der Oberfläche fort, und da diesem die übrigen Schichten nicht folgen, wird sie activ gespannt und reisst schliesslich mit der ihr fest angewachsenen Faserschichte von der peripherischen Lage los, mit dieser nur an den Spitzen der Lappen in Verbindung bleibend und auf ihrer hoch nach aussen gewölbten Mitte die innere Peridie tragend. Gelingt es, diese Vorgänge langsam eintreten zu lassen, so bleibt letztere sitzen wie bei Geaster fornicatus, obgleich sie nur lose anklebt. Gewöhnlich und normaler Weise erreicht die active Spannung vor der Losreissung einen hohen Grad, diese tritt plötzlich, in Folge einer Schwankung des Turgors ein, die Collenchymschicht wird mit einem Ruck, unter knisterndem Geräusch, weit nach aussen gewölbt und die nur locker anhaftende innere Peridie hierdurch fortgeschleudert. Sie fliegt in exquisiten Fällen bis über 1 m weit, um dann irgendwo kleben zu bleiben.

Die Entwickelung der diesen Vorgängen zu Grunde liegenden, in den Einzelheiten bei Pitra und E. Fischer näher nachzusehenden Structurverhältnisse erfolgt auch hier durch Differenzirung eines aus Mycelverzweigung hervorgegangenen, anfänglich völlig homogenen Hyphenknäuels.

Entwickelungsgang und Verwandtschaften der Basidiomyceten.

§ 91. Der Gesammtentwicklungsgang eines Basidiomyceten ist zuerst, 1867, von Woronin verfolgt worden und zwar für das auf lebenden Vaccinien parasitische Exobasidium, eine sehr einfache Form, welche im reifen Zustande aus einer Basidienschichte besteht, die aus der Epidermisoberfläche hervorbricht und direct von den Fäden des Myceliums entspringt, welches in dem vom Pilze befallenen — mehr oder minder deformirten — Pflanzentheil wuchert. Die Basidien haben die gewöhnliche Keulenform und gliedern vier spindelförmige Sporen ab. Unmittelbar nach der Reife theilen sich diese durch Querwände in vier Zellen, von welchen die beiden terminalen auf Kosten des Protoplasmas der anderen keimen, sobald sie auf feuchten Boden kommen. Ist dieser die Oberfläche jungen Vaccinium-Laubes, so besteht die Keimung in der Austreibung eines Schlauches, der sofort durch die junge Epidermis ins Innere des Vacciniumgewebes und hier zum Mycelium heranwächst; dieses bildet dann, in den Culturen etwa 14 Tage nach der Aussaat, direct wieder das basidientragende Hymenium. Finden die keimenden Sporen nicht den bezeichneten, zum Eindringen günstigen Boden, so beginnt der Keimschlauch nach kurzer Streckung Sprosspilzwachsthum, und zwar mit länglich spindelförmigen, immer nur an den Enden sprossenden Sprosszellen. Die

Sprossung kann sich durch viele Ordnungen wiederholen; bei Cultur in Nährlösungen sah sie Brefeld ein Jahr lang fortgehen, in unbegrenzter Productivität. Es ist kaum zu bezweifeln, dass die Sprosszellen auf geeigneter Nährpflanze wieder Mycel bilden können gleich den primären Sporen, doch fehlen Untersuchungen hierüber.

Ganz ähnlich wie Exobasidium verhalten sich, soweit die Untersuchungen reichen, die Tremellinen, speciell z. B. Dacryomyces-Arten. Ich beziehe mich hierbei theils auf die Angaben Brefeld's[1]), theils auf eine (unpublicirte) von Klebs ausgeführte Untersuchungsreihe. Aus der keimenden Basidiospore entwickelt sich bei geeigneter Ernährung ein Mycelium, dessen Zweige zu wiederum basidientragenden Fruchtkörpern zusammentreten können. Unter anderen, nicht immer genau definirten Ernährungsverhältnissen bleiben die von den Sporen getriebenen Keimschläuche kurz und gliedern (succedan?) kleine secundäre Sporen ab oder wachsen in Sprosspilzform weiter. Auf diese Erscheinungen wird nachher noch zurückzukommen sein. Dacryomyces stimmt mit Exobasidium auch darin überein, dass die reife Basidiospore mit der Abgliederung sich durch Querwände in meist vier kurz scheibenförmige Zellen, Tochtersporen, theilt, von denen hier aber jede in einer der angegebenen Formen keimfähig ist. Andere Tremellinen zeigen diese Theilungen der Basidiosporen nicht oder in anderer Specialform.

Von den »eigentlichen« Hymenomyceten kennen wir den Gesammtentwickelungsverlauf durch Brefeld für Typhula und Coprinus-Arten; durch R. Hartig und Brefeld für Agaricus melleus; durch Eidam und Brefeld für die Nidularieen Crucibulum und Cyathus, durch E. Fischer für Sphaerobolus.

Die keimende Spore des Agaricus melleus und Coprinus stercorarius treibt einen (bei allen Coprini an seiner Ursprungsstelle blasig geschwollenen) Keimschlauch, welcher direct zum Mycel heranwächst und an diesem entstehen dann die Fruchtkörper direct aus den Verzweigungen der Hyphen. Andere, auch nur vermuthungsweise mit der Fortpflanzung in Beziehung stehende Organe, als die in Vorstehendem beschriebenen, oder auch nur ihre Rudimente finden sich nicht. Jedes Stück des Myceliums, von dem Coprinus sogar jedes beliebige Stück eines verstümmelten Fruchtkörpers vermag unter günstigen Wachthumsbedingungen die Hyphenzweige zu bilden, welche zum Fruchtkörper werden. Die fadenförmigen Mycelien, die Sclerotien, welche an ihnen entstehen können, und die Stränge des Agar. melleus (vgl. S. 24) verhalten sich in diesen Beziehungen gleich.

Die übrigen untersuchten Coprini sowie Typhula können genau das gleiche Verhalten zeigen wie die soeben besprochenen Arten, bei ihnen tritt aber, mehr oder minder häufig, eine nachher noch zu erörternde Complication ein.

Durchaus den oben genannten Hymenomyceten entsprechendes Verhalten zeigen ferner Crucibulum und Cyathus. In geeigneten Nährlösungen, zumal Mistdecoct und bei nicht zu niederer Temperatur (15—18°, nach Eidam 25°) treiben die Basidiosporen Keimschläuche, welche unter günstigen Be-

1) Hefepilze, p. 198 ff.

dingungen direct zum Mycelium heranwachsen; aus den Zweigen dieses werden dann wiederum ohne Einschaltung distincter Zwischenglieder die zu den Peridien heranwachsenden primordialen Hyphenknäuel.

Sehr eigenthümlich verhält sich nach Ed. Fischer's Untersuchung Sphaerobolus.

Das ausgeschleuderte Sporangium oder Peridium dieses Pilzes enthält, wie oben (S. 353) erwähnt, die Basidiosporen gemengt mit den Schleimzellen und den Gemmen. Alle diese Theile werden durch den zähen Schleim so fest zusammengehalten, dass absichtliche Isolirung der einzelnen Elemente schon schwer hält, eine spontane Befreiung derselben nicht beobachtet und nach den bekannten Thatsachen auch kaum vorstellbar ist. Kommt ein Sporangium durch die Ausschleuderung in trockne Umgebung, so trocknet es zu einem festen harten Körper ein, der sich Monate lang lebensfähig erhält, bei Wiederbefeuchtung quillt und die gleichen Keimungserscheinungen wie ein frisch ejaculirtes Exemplar zeigt. Kommt ein solches direct auf feuchten Boden, so treten auf seiner ganzen Oberfläche sofort zahlreiche Keimschläuche hervor, so dass es nach 1—2 Tagen mit einem allseits ausstrahlenden weissen Fadenüberzug dicht bedeckt sein kann. Auf günstigem Nährboden wächst dieser continuirlich heran zum Mycelium, welches nach einigen Wochen bis Monaten die oben beschriebenen Peridien wiederum bildet, ohne andere etwaige Reproductionsorgane.

Man kann hiernach sagen, dass das ganze in Zusammenhang bleibende Sporangium zu einem vielfädigen Mycelanfang auskeimt, und in dem natürlichen Entwickelungsverlauf dürfte kaum eine andere Keimungserscheinung vorkommen, obgleich man leicht sehen kann, dass auch künstlich abgetrennte Stücke des Sporangium und selbst jede isolirte überhaupt keimfähige Einzelzelle in Wasser oder Nährlösung leicht zur Keimung zu bringen ist.

Die nähere Untersuchung dieses Vorganges an einem ganzen Sporangium zeigt nun aber das eigenthümliche Verhalten, dass die aus der Oberfläche vortretenden und zum Mycel heranwachsenden Keimschläuche soweit die Beobachtung reicht von den erwähnten Gemmen getrieben werden und nicht von den Basidiosporen. Letztere werden in dem Maasse, als die Gesammtkeimung fortschreitet, erst protoplasmaleer, dann werden die Membranen zarter, blasser, stellenweise durchlöchert, um zuletzt gänzlich zu schwinden — augenscheinlich werden ihre Desorganisationsproducte gleich dem umhüllenden Schleim theilweise als Nährmaterial für die Keimschläuche verbraucht. Isolirte Gemmen keimen schon in Wasser sehr schnell und leicht, und aus ihren Keimschläuchen lässt sich, bei geeigneter Nahrungszufuhr, normales Mycel erziehen. Isolirte Basidiosporen trieben in Fischer's Untersuchungen ausnahmsweise Keimschläuche, gewöhnlich keimten sie nicht; und bei den normalen Sporangienkeimungen konnte nie eine keimende Spore neben den in Menge schlauchtreibenden Gemmen, dafür aber die successive Desorganisation der Sporen gefunden werden.

§ 92. Lässt man Sphaerobolus zunächst bei Seite, so läuft bei den angeführten, genau verfolgten Basidiomyceten der Entwickelungsgang im einfachsten, bei manchem ausschliesslich beobachteten Falle also derart ab, dass aus der keimenden Basidiospore direct ein Mycelium erwächst, dessen Zweige

wiederum zu basidienbildenden Fruchtträgern werden, ohne Einschaltung distincter, etwa Archicarpien vergleichbarer Zwischenglieder.

Die oben angedeuteten Complicationen, welche hierbei eintreten können, bestehen nun weiter in Folgendem. Schon bei der Beschreibung der Basidiosporenkeimung von Exobasidium und Dacryomyces (S. 353, 354) wurde hervorgehoben, dass die keimende Spore unter gewissen Bedingungen Sprossungen in reicher Productivität erzeugen oder kleine Zellen auf kurzen Keimschläuchen acrogen abgliedern kann. Letztere sind bei Dacryomyces rund, etwa 2 μ gross; in Nährlösungen treiben sie Keimschläuche, welche zu fädigem, oft stattlichem Mycel heranwachsen können. Sowohl diese, als auch die aus Basidiosporen erwachsenen Mycelfäden können wiederum in dicht büscheliger Anhäufung Zellchen abgliedern, welche von den ersteren durch ellipsoidische oder Stäbchenform verschieden sind, aber mit ihnen dadurch übereinstimmen, dass sie zu einem die gleichen Producte erzeugenden Mycel heranzuwachsen vermögen. Aehnliche Erscheinungen sind, zumal durch Brefeld, für viele Tremellinen und in nach Species wechselnden Einzelgestaltungen bekannt geworden. Aus demselben Mycel, welches diese Zellen abgliedert, können dann die basidientragenden Dacryomyces-Fruchtkörper erwachsen. Besagte Zellen sind dem beschriebenen Verhalten nach Sporen, man kann sie vergleichsweise Gonidien nennen, wenn man hier das Wort Sporen traditioneller Weise für die basidiogenen reserviren will.

Gonidien in demselben Sinne des Wortes und von denselben wesentlichen Eigenschaften kommen ferner bei manchen Tremellinen auf denselben Fruchtkörpern vor, welche die Basidien tragen; so die in wulstig umrandeten Einsenkungen des Fruchtkörpers localisirten, auf dünnen Hyphenenden abgegliederten, krumm-stabförmigen, keimfähigen von Tremella Cerasi Tul. Auch die nach Tulasne in der Hymenialschicht von Tremella mesenterica, auf den Enden reich verzweigter Hyphenäste köpfchenweise abgegliederten, 2 μ grossen runden Zellchen dürften hierher gehören, wenngleich ihre Keimung noch nicht beobachtet ist. Hierzu kommt weiter in den Fruchtkörpern von Dacryomyces deliquescens eine andere, mit dem Namen Gemmen unterschiedene Gonidienbildung — wohl in Folge noch zu ermittelnder äusserer Ursachen. Dieselbe macht sich äusserlich dadurch kenntlich, dass die von ihr betroffenen Theile der Fruchtkörper aus der normalen hell bernsteingelben in dunkele Orangefarbe übergehen. Die Hyphen schwellen an, ihre Zellen erfüllen sich mit dichtkörnigem dunkel orangefarbigem Inhalt. In Wasser gebracht, trennen sich die Zellen von einander, jede kann dann wieder zu einem Mycel von den oben beschriebenen Eigenschaften heranwachsen. Klebs hat speciell aus Gemmen wiederum basidientragende Fruchtkörper (in Objectträgerculturen) erzogen.

Die in Nährflüssigkeit aus den Basidiosporen erzogenen Mycelien der meisten untersuchten Coprini und der Typhulae können, bevor sie zu der Bildung typischer Fruchtkörper gelangen, kleine, stäbchenförmige Gonidien bilden, welche den oben beschriebenen der Tremellinen ähnlich sind. Sie entstehen an den Enden oder den Seiten von Hyphenzweigen, oft büschelig zu mehreren neben einander, als dünne, lange, fadenförmig cylindrische Kör-

per, welche abgeschnürt und vorher oder nachher der Quere nach in kürzere Stäbchen zergliedert werden (Fig. 161). Bei manchen Arten, z. B. C. lagopus treten diese Stäbchen sehr reichlich und häufig, aber doch auch nicht bei allen zur Basidienbildung gelangenden Exemplaren auf. Andere Arten, wie C. ephemeroides zeigen sie nur selten und spärlich; C. stercorarius, wie aus Obigem ersichtlich, überhaupt nicht. In Brefeld's sorgfältigen Culturen gingen die Stäbchen immer ohne, bei C. lagopus zuweilen nach zweifelhaften Anfängen von Keimung zu Grunde; van Tieghem's Angabe über ihre Keimfähigkeit ist hiernach mit Vorsicht aufzunehmen. Immerhin kann man sie nach den bekannten, mitgetheilten Thatsachen nicht anders nennen als Gonidien, deren Keimung nicht beobachtet ist.

Auch bei den Nidularieen ist eine Art Gonidienbildung beobachtet, indem schlecht ernährte junge Mycelfäden der Quere nach in cylindrische Gliederzellen zerfallen, die unter günstigen Bedingungen wiederum zu normalen, Peridien bildenden Mycelien auskeimen.

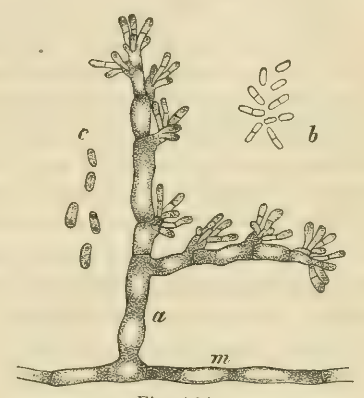


Fig. 161.

Nach allen diesen Daten kann bei den vollständiger bekannten Arten die Bildung von »Gonidien« eingeschaltet werden in den zwischen zwei successiven Basidiosporen-Generationen liegenden Entwickelungsabschnitt. Bei den meisten Formen wohl als eine facultative, durch äussere Ursachen bedingte Erscheinung, bei anderen vielleicht als nothwendiges oder doch sehr reguläres Durchgangsstadium. Zumal für die Tremellinen sind hierüber noch nähere Untersuchungen nothwendig; für die Nidularieen ist die Zufälligkeit, das Bedingtwerden durch äussere Gelegenheitsursachen evident.

Die Beobachtungen bei Sphaerobolus endlich, auf welche nun zurückzukommen ist, erweisen, mit dem Vorstehenden verglichen, dass bei diesem Pilze die oben als Gemmen beschriebenen Gonidien eine bevorzugte Stellung in dem Entwickelungsgang einnehmen, insofern sie die Reproductionsleistungen fast ausschliesslich übernehmen; die Basidiosporen treten bei diesen Leistungen mindestens sehr zurück und dürften im natürlichen Verlauf der Entwickelung überhaupt kaum zur Keimung gelangen.

Eine Zeit lang wurde für die Basidiomyceten ein anderer Entwickelungsgang als der beschriebene vermuthet und nachzuweisen gesucht, und zwar ein solcher, bei welchem der Fruchtkörper wie die Sporenfrucht von Ascomyceten aus einem befruchteten Archicarp entwickelt und dieses wie dort bei der Entwickelung von Hüllhyphen in verschiedener Weise umwachsen würde. Karsten[1]) hat seit 1860 unklare Andeutungen in

Fig. 161. Coprinus lagopus Fr. Mycelzweig *m*, mit einem »Stäbchen« abgliedernden Aste *a*. *b* Abgefallene, z. Th. noch reihenweise verbundene, *c* isolirte »Stäbchen« oder Gonidien. Verg. 400, von *c* 600. Aus Lürssen, Handb., nach Brefeld.

1) Geschlechtsleben d. Pfl. p. 50, und Bonplandia 1862, p. 63.

dieser Richtung gemacht; sie betreffen den Agaricus campestris. Bestimmtere Anregungen wurden dann in Folge der Entdeckung der Fruchtentwickelung von Erysiphe gegeben und ihnen verdankt wohl ihre Entstehung die Arbeit von A. S. Oersted[1], in welcher für Agar. (Crepidotus) variabilis P. am Mycelium als Zweiglein entstehende »Eizellen« beschrieben werden, an welche sich 1—2 schlanke benachbart entspringende muthmaassliche Antheridienzweiglein gewöhnlich nicht anlegen, während nachher die Eizelle ohne weitere Veränderungen zu erleiden, umwachsen wird von einem Zweiggeflechte, das sich zum Hut entwickelt.

Später wurde dann die Frage an Objectträgerculturen von Coprinus wieder aufgenommen, zuerst durch Reess[2], welcher in den nicht keimenden »Stäbchen« Spermatien zu finden glaubte und in angeschwollenen Zweigenden Archicarpien, ohne jedoch über die Betheiligung der beiderlei Organe bei der Anlegung der Fruchtkörper ins Klare zu kommen. Etwa gleichzeitig studirte van Tieghem[3] Coprinus-Arten, fand in den Stäbchen die Spermatien, andererseits auch Archicarpien, welche durch diese (mittelst Copulation) befruchtet wurden und sich dann, in sehr characteristischer Weise, zu den Fruchtkörpern entwickelten, erzog sogar aus der Kreuzung zweier Species einen Bastard; — nahm aber alsbald[4] alle diese Angaben zurück, um sich hinfort in dem Sinne der oben gegebenen Darstellungen auszusprechen. Ein neckischer Zufall wollte, dass das Bekanntwerden dieser Wandlung auf den Tag coincidirte mit der ersten Veröffentlichung von Brefeld's Untersuchungen, welchen die endgültige Aufklärung des Sachverhalts schon um deswillen zu verdanken ist, weil man sich gegenüber van Tiegham doch immer hätte fragen müssen, welches von den beiden innerhalb 10 Monaten ausgesprochenen diametral entgegengesetzten Resultaten das richtige bliebe.

§ 93. Für die ganze grosse Menge der übrigen Hymenomyceten und Gastromyceten liegen keine vollständigen Beobachtungen des Entwickelungsablaufs vor. Allein was wir von ihnen kennen, spricht dafür, das dieser dem der vollständig bekannten Formen allgemein in den hervorgehobenen wesentlichen Zügen gleich ist; und nichts liegt vor, was ein Bedenken gegen diese Ansicht begründen könnte. Dafür spricht erstens ausser der Uebereinstimmung in Gestalt und Bau der fertigen Zustände, die überall bestätigte Erfahrung, dass die Anlagen der Fruchtkörper, wo man sie aufsuchen konnte, ohne Zwischenglieder, aus Hyphenzweigen des Myceliums entstehen, die in ihren Anfängen von den rein vegetativ bleibenden in nichts verschieden sind. Zu den in vorstehenden Einzelbeschreibungen erwähnten Fällen sind hier besonders noch R. Hartig's sorgfältige Beobachtungen an den holzzerstörenden Polyporeen, Thelephoreen, Hydneen zu nennen.

Zweitens steht alles, was wir von der Keimung der Sporen und den ersten Keimungsproducten kennen, mit den hervorgehobenen Erfahrungen im Einklang. Es ist wenig: Austreibung einfacher oder ästiger Keimschläuche durch die ausgesäten Sporen vieler Hymenomyceten; nach Eidam's Beobachtung[5] bei Agaricus coprophilus Bull. an den in Nährflüssigkeit erwachsenen Mycelanfängen auch Bildung nicht keimender »Stäbchen« und zwar in büschelig gehäuften, lockig gekrümmten und durcheinander geknäuelten Reihen beisammen. Für die grosse Mehrzahl der Gastromyceten ist selbst die Auffindung

1) Verhandl. d. k. Dän. Gesellsch. d. Wissensch. 1. Januar 1865.

2) Physical. med. Gesellsch. zu Erlangen, 14. Decbr. 1874. Pringsheim's Jahrb. X, p. 179.

3) Comptes rendus de l'Acad. des Sciences. Paris. Tom. 80 (1875) p. 373.

4) Ibid. Tom. 81, p. 879 (15. Novbr. 1875).

5) Bot. Zeitung 1875, p. 649.

der ersten Keimungsanfänge bis jetzt nicht oder nur sehr zweifelhaft geglückt[1]) die Keimung mag hier von besonderen, bisher unbekannten Bedingungen abhängen, oder es mögen vielleicht auch ähnliche Verhältnisse vorkommen wie bei Sphaerobolus.

Gegen die Uebereinstimmung der gesammten Basidiomyceten in ihrem Entwickelungsrhythmus werden, nach dem im vorigen Paragraphen Gesagten, auch keine Bedenken begründet, wenn sich die Angaben bestätigen, nach welchen an Mycelien und Fruchtkörpern von Hymenomyceten Gonidien vorkommen sollen. Solche Angaben liegen nur für wenige vereinzelte Fälle vor. Als streng hierher gehörig sind zu nennen Oersted's angebliche Gonidien von Agaricus variabilis P.; sodann die von A. racemosus P., A. vulgaris P., Fistulina hepatica und Polyporus Ptychogaster Ludwig.

Meine älteren Angaben über Nyctalis gehören vielleicht nicht streng, vielleicht gar nicht hierher, mögen aber anhangsweise auch erwähnt werden.

Für alle diese Angaben ist zu betonen, dass keine derselben die Bedeutung der fraglichen Gonidien oder andersnamigen Sporen und ihre Zugehörigkeit zu der jedesmaligen basidienführenden Hymenomycetenspecies wirklich ausser Zweifel stellt, denn in keinem Falle ist klar, ob aus ihnen wiederum die Hymenomycetenform erwächst oder etwas anderes, oder vielleicht auch gar nichts; in den meisten fehlt selbst die Beobachtung der Keimungsanfänge der präsumptiven Gonidien. Nirgends ist insonderheit die Möglichkeit ausgeschlossen, dass sie Parasiten der jedesmaligen Hymenomyceten angehören.

Der aus einem Sclerotium entspringende schlanke Stiel von Agaricus racemosus Pers. endigt an völlig entwickelten Exemplaren in einen Hut, der, den vorhandenen älteren Beschreibungen und Abbildungen zufolge, die typische Agaricinenstructur besitzt. Der Stiel ist seiner ganzen Länge nach mit kurzen haardünnen, abstehenden Aestchen besetzt, welche von Fries[2]) und Berkeley[3]) mit den Fruchtträgern der Formgattung Stilbum verglichen werden, d. h. gleich diesen an ihren Enden zahlreiche, reihenweise geordnete Sporen (Gonidien) abschnüren, die mit einander ein gallertiges Köpfchen bilden. An anderen Exemplaren ist die Verzweigung unregelmässiger und auch der Hauptstiel mit einem Gonidienköpfchen geendigt. Die Gonidien haben nach Tulasne's Untersuchung[4]) ovale oder längliche Form und treiben nach Aussaat in Wasser lange Keimschläuche.

Auf den Enden kurzer Myceliumstränge von Agaricus vulgaris Fr. sah Hoffmann[5]) hie und da kleine cylindrische Zellchen reihenweise abgeschnürt werden, die er Spermatien nennt.

Von dem Mycelium des Agaricus variabilis P. sollen sich nach Oersted[6]) kurze, unseptirte, aufrechte Fruchthyphen erheben und auf ihrer Spitze simultan ein Köpfchen ovaler Sporen abschnüren, nach Art von Corda's Formgenus Cephalosporium.

De Seynes fand an dem Hute von Fistulina hepatica eine oft sehr reichliche Bildung von »Gonidien«, welche einzeln oder büschelweise neben einander, auch in kurzen Reihen abgeschnürt werden und von ovaler Form, meist etwa 8 μ lang, mit mässig derber, bräunlichrother Membran versehen sind. Sie werden von meist relativ dünnen, reich verästelten Hyphen getragen, welche öfters von den dickeren der Hutsubstanz als

1) Vgl. Hoffmann, Bot. Zeitg. 1859, p. 217.
2) Epicris. p. 90.
3) Crypt. Bot. p. 365.
4) Fung. Carpol. I, p. 110.
5) Bot. Ztg. 1856, p. 158.
6) Oversigten d. Verhandl. d. k. Dän. Ges. d. Wissensch. Januar 1865.

Zweige zu entspringen scheinen. Dieselben finden sich vorzugsweise an der Oberseite des Hutes, theils oberflächlich, theils auf eine bis gegen 1 cm reichende Tiefe das Gewebe der Hutsubstanz, oft in ungeheurer Masse, durchwuchernd. Sie fehlten in dem reichen Material aus Europa, Amerika und Asien, welches de Seynes untersuchte, keinem Exemplar. Von ihrer Keimung sah de Seynes an altem Material nur ganz schwache, fast zweifelhafte Anfänge. Meine alten Notizen, die ich nicht zu completiren Gelegenheit hatte, bestätigen de Seyne's Angaben zum grössten Theil, besagen aber ausserdem, dass die gonidienbildenden Hyphen auch an der unteren Fläche des Hutes auf und zwischen den Tubuli des Hymeniums vorkommen können, und dass sie andererseits nicht an allen Exemplaren gefunden werden. Ohne vollständige Entwickelungs-, besonders Keimungsgeschichte ist hier keine Klarheit zu erhalten.

Corda (Icon. II, S. 23) hat als Ptychogaster albus eine auf altem Nadelholz vorkommende Pilzform beschrieben, welche runde, nussgrosse oder noch viel grössere Körper, etwa vom Ansehen eines Lycoperdon darstellt, in der Jugend von weisser, zur Zeit der Sporenreife von bräunlicher Thonfarbe. Der Bau der Körper entspricht dem Lycoperdon-Habitus durchaus nicht. Sie bestehen anfangs aus einem lockeren weichen Geflecht von Hyphen, welche von einem dichteren Basalstück aus vorherrschend radial verlaufen, um in der Peripherie mit freien sterilen Enden aufzuhören. Die Hyphen haben zahlreiche Querwände, und an diesen Schnallenbildungen. Die Bildung der Sporen findet im Inneren statt an den hakig oder spiralig gekrümmten Enden von Hyphenzweigen, welche nachher, wenn die Sporenentwickelung fertig ist, gelatinös desorganisirt werden und verschwinden, so dass das braune Sporenpulver zwischen vertrocknenden Hyphenresten liegt. Nach Tulasne[1]) entstehen die Sporen an ihren Trägern in grosser Zahl und ohne bestimmte Ordnung als runde seitliche Ausstülpungen; nach Cornu[2]) zerfielen die gekrümmten Enden in je eine einfache Reihe von Sporen. Tulasne vergleicht diesen Pilz mit Pilacre Petersii Berk. et Br. und Onygena faginea Fr. und vermuthet in ihm eine Gonidienform eines Ascomyceten, indem er speciell an Poronia erinnert. E. Fries[3]) dagegen hatte den Ptychogaster für eine Monstrosa progenies Polypori borealis erklärt und Cornu findet hierfür ein Wahrscheinlichkeitsargument in den gerade bei Hymenomyceten so verbreiteten Schnallenbildungen. F. Ludwig[4]) fand nun neuerdings in der That Ptychogaster-Exemplare, welche auf ihrer dem Substrat zugewandten (unteren) Seite ein Polyporus-Hymenium trugen. Die Elemente dieses schienen direct von denen des Ptychogaster zu entspringen und in der Nähe befand sich keine ähnliche Polyporusform. Mehr ist nicht angegeben und der Nachweis, dass beide Formen wirklich derselben Species, die Ludwig Pol. Ptychogaster nennt, zugehören, dass es sich nicht um Cohabitation zweier Species oder um einen Parasitismus handelt, ist auch hier erst noch durch saubere Culturversuche zu erbringen.

Die »Conidien«, welche Richon[5]) für Hydnum Erinaceus und Corticium dubium angibt, bedürfen in jeder Hinsicht noch genauerer Untersuchung.

Ich habe[6]) das Vorkommen von zweierlei Sporen in den Fruchtträgern der Fries'schen Nyctalis asterophora als einen etwa hierher gehörigen Fall dargestellt. Die Fruchtträger dieses Pilzes entwickeln sich nach Art der gymnocarpen Agaricinen. Das lockere lufthaltige Geflecht radial divergirender zarter Fäden, welches die ganze obere Seite des Hutes bildet, producirt schon früh allenthalben zahlreiche sternförmige Sporen (ich habe sie s. Z. Chlamydosporen genannt) oder Macrogonidien von gelbbrauner Farbe; es stellt bei völliger Ausbildung eine bis 1 mm dicke, gelbbraune, endlich zerfallende Schicht dar (vgl. Fig. 162). Auf der Unterfläche kräftiger Hüte entwickeln sich Lamellen und in diesen meist spärliche viersporige Basidien. Das Gewebe der unteren Hutseite, welches die Lamellen trägt, ist im ausgebildeten Zustande von dem des Chlamydosporenlagers durch Gestalt und Grösse seiner Zellen wesentlich verschieden. An jungen Exem-

1) Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. 4, p. 290. Tom. 15, p. 228, Tab. 12.
2) Bullet. Soc. Bot. de France, Tom. XXIII, p. 362.
3) Summa Vegt. Scandinav. p. 564.
4) Zeitschr. f. d. gesammten Naturwissenschaften. Bd. 53 (1880), p. 424, Taf. 13 u. 14.
5) Bull. Soc. bot. de France, 1881, p. 180.
6) Botan. Zeitg. 1859, p. 385.

plaren dagegen besteht der Pilz aus lauter gleichartigen Hyphen, und zwischen denen der Hutunterseite und des Chlamydogonidienlagers ein continuirlicher Zusammenhang, die letzteren erscheinen als Zweige der ersteren. An anderen Exemplaren kommt die Entwickelung der Lamellen und Basidien gar nicht zu Stande. Tulasne giebt in den Macrogonidienlagern noch eine dritte Form von Sporen, Microgonidien, an, kleine farblose, cylindrische Zellen, welche in langen Reihen abgeschnürt werden.

Eine zweite, gleich der N. asterophora auf grösseren Agaricis, zumal Russula adusta Fr. wachsende Art, N. parasitica Fr. bildet schmal elliptische, glatte Macrogonidien im Inneren des ganzen Gewebes der dick angeschwollenen Lamellen, die übrigen Theile des Hutes sind frei davon. Typische viersporige Basidien fand Tulasne öfters vereinzelt in denselben Lamellen mit den Chlamydogonidien, in meinen Exemplaren waren sie nie vorhanden. Die Ansicht, nach welcher die Gonidien Organe der Nyctalis sind, gründet sich bei beiden Arten darauf, dass die Fäden, von welchen sie erzeugt werden, von denen des übrigen Gewebes deutlich als Zweige entspringen, was zumal an jüngeren Exemplaren unzweifelhaft zu sein scheint.

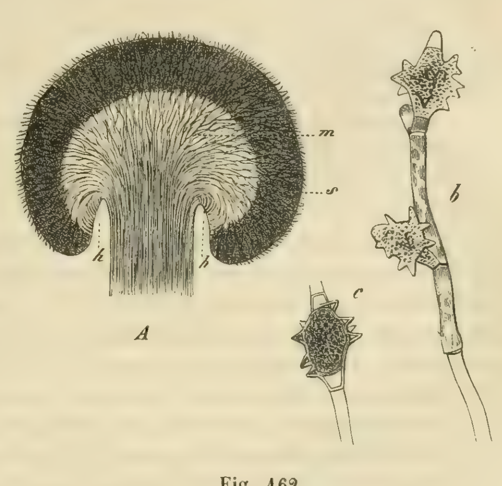


Fig. 162.

Tulasne[1]) ist dieser Ansicht entgegengetreten. Er hält, wie schon vor ihm Corda, Bonorden und Andere (vgl. Bot. Ztg. l. c.) gethan hatten, die Chlamydosporen (nebst den Microgonidien von N. asterophora) für Organe zweier Schmarotzerpilze, welche eine besondere auf Russula u. s. f. wachsende Agaricus-Species, Ag. parasiticus, bewohnen und mehr oder minder entarten machen, und stellt jene Schmarotzer in die pilzbewohnende Sphaeriaceengattung Hypomyces, als H. asterophorus und H. Baryanus. Die Gründe für seine Meinung nimmt Tulasne von der Aehnlichkeit der beschriebenen Organe mit den gleichnamigen anderer Hypomyces-Arten her, deren Parasitismus auf Agaricinen unzweifelhaft ist; ferner von der Thatsache, welche ich bestätigen kann, dass die Chlamydosporen zuweilen auch vereinzelt auf dem Mycelium der Nyctalis entstehen, welches in oder auf der Russula wächst; und endlich von dem Vorkommen unzweifelhafter Perithecien in Gemeinschaft mit den Gonidien auf Nyctalis asterophora. Einen Fehler in der anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung, auf welche ich meine Ansicht gründete, hat er nicht nachgewiesen.

Tulasne's Ansicht hat so grosse Wahrscheinlichkeit, dass ich mir viele Mühe gegeben habe, meinen Fehler zu finden, allein wiederholte Untersuchungen haben mir bis jetzt immer dasselbe Resultat ergeben. Hält man sich daher einfach an die vorliegenden Thatsachen, so muss man bei meiner früheren Ansicht bleiben, um so mehr, als ein Agaricus parasiticus ohne einen jener Chlamydosporenapparate meines Wissens Niemandem bekannt ist; es sei denn, dass ihn vielleicht die Nyct. microphylla Corda (Icon. IV,

Fig. 162. Nyctalis asterophora Fr. *A* junges Exemplar, senkrechter Durchschnitt, in durchfallendem Licht, schwach vergr. *m* Hymenophorum. *s* Chlamydosporenlager, *h* Hymeniumanlage. *b* Hyphe mit zwei halbreifen, *c* reife Chlamydospore, beide 390-mal vergr.

1) Ann. sc. nat. 4. Sér. Tom. XIII, p. 5. Scl. Fung. Carpol. III, 54, 59.

Fig. 134) vorstellt. Auch ist der Bau des Fruchtträgers von N. parasitica von dem der N. asteropohora so sehr verschieden, dass mir die Hypothese, beide Nyctalisformen seien derselbe Ag. parasiticus, welcher durch verschiedene Parasiten verschiedene Degenerationen erlitten hat, weit gewagter vorkommt, als meine oben ausgesprochene Meinung; und diese letztere scheint sogar in einem von Krombholz beschriebenen Culturversuch eine Bestätigung zu finden. Krombholz [1]) säte nämlich die sternförmigen Sporen von N. asterophora, angeblich mit der nöthigen Vorsicht, auf eine junge Russula adusta und sah in den nächsten Tagen, genau auf den besäten Punkten, die ersten Anfänge von Mycelium, am 9. Tage nach der Aussaat die ersten Anfänge der Fruchtkörper auftreten. Bis zum 20. Tage erreichten diese normale Ausbildung und Reife. Ausgeschlossen ist die Annahme eines Parasitismus auch hier noch nicht.

Eine Notiz von Sautermeister [2]), nach welcher Exidia recisa in alten geschrumpften Fruchtkörpern auch Ascus-Früchte besitzen würde, hat von keiner Seite Bestätigung erfahren und kann ihren Grund in nichts anderem haben, als der Ansiedelung einer Ascomycetenspecies in den alten Exemplaren der Tremelline.

§ 94. Ein Rückblick auf die §§ 84—93 zeigt, dass zwischen der Gesammtheit der Basidiomyceten ein directer verwandtschaftlicher oder phylogenetischer Zusammenhang angenommen werden muss. Der Entwickelungsgang ist, wo wir ihn kennen, bei allen in den Hauptzügen der gleiche. Die in der Darstellung gleichnamig bezeichneten Organe, insbesondere Basidien und Basidiosporen müssen nach den bekannten Daten für streng homolog angesehen werden. Die Hymenomyceten einerseits, die Gastromyceten andererseits stellen je eine evident nahe zusammenhängende Reihe dar. Beide Reihen sind allerdings, und zwar durch ihre Fruchtkörper, grösstentheils von einander sehr verschieden, nahe Berührungen finden sich jedoch auch. Gautieria und wohl auch Secotium-Formen vermitteln unverkennbar den Anschluss der Hymenogastreen an die Polyporeen-Gruppe. Gautieria, im übrigen alle Eigenschaften der Hymenogastreen zeigend, aber mit nach aussen offenen, von keiner Peridie bedeckten Kammern kann einem recht krausen Merulius verglichen werden; es fragt sich selbst noch, ob ihr inneres Kammerwerk durch Differenzirung oder etwa in einer diesem Vergleich direct entsprechenden Art entsteht.

Dürfte man auf den Habitus entscheidenden Werth legen, so wäre die grosse Aehnlichkeit gestielter Hymenogastreen, wie Secotium erythrocephalum (Fig. 144) mit einem beschleierten Boletus hervorzuheben; noch mehr vielleicht die des, allerdings im jüngeren Zustande zu wenig bekannten Polyplocium [3]). Unter den Polyporeen selbst aber gibt es eine merkwürdige Form, den Polyporus volvatus Pk. = P. obvallatus Berk. et Cook. [4]), welcher, für sich allein betrachtet, bei oder dicht neben den Hymenogastreen stehen müsste. Sein rindenbewohnender Fruchtträger stellt einen etwa nussgrossen, abgeplattet kugeligen Hohlkörper dar, mit dick-lederartiger, ringsum geschlossener Wand, welche innen auf der dem Substrat ansitzenden Seite mit einem Polyporus-Hymenium bedeckt, auf der gegenüberliegenden Fläche steril ist.

1) Essbare Schwämme, Heft I, p. 5.
2) Bot. Zeitg. 1876, p. 819.
3) Vgl. Berkeley, Hooker's Journ. II, 201. Corda, Icon. VI.
4) Ellis, North American Fungi, No. 307.

Dass im übrigen alle Gastromycetengruppen nach den Hymenogastreen hin convergiren, direct oder indirect, d. h. durch Vermittelung der Lycoperdaceen, dass sie also von den Hymenogastreen phylogenetisch abgeleitet werden können, geht aus vorstehenden Darstellungen hervor. Hierauf und auf die hier hervorgehobenen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Hymenogastreen und Hymenomyceten haben übrigens Corda und Tulasne längst aufmerksam gemacht.

Man könnte noch einen anderen Anschlussort zwischen Hymeno- und Gastromyceten annehmen, wenn man einseitig den Entwickelungsmodus des Fruchtkörpers berücksichtigt. Alsdann steht nämlich Amanita unter den Hymenomyceten den Gastromyceten am nächsten, weil bei ihr wie bei diesen die Anlegung der Theile durch Differenzirung im Inneren des primordialen Hyphenknäuels erfolgt. Brefeld hat neuerdings, im Anschluss an meine früher in gleichem Sinne gemachten Andeutungen, hierauf den entscheidenden Werth gelegt. Amanita schliesst sich aber auf der anderen Seite in allen übrigen Dingen genau an die Agaricinen-Reihe; die Uebereinstimmung zwischen ihrem Reproductions-, speciell Hymenialapparat und jenem der Gastromyceten ist die möglichst geringe. Das könnte vernachlässigt, ein Sprung also gewagt werden, wenn sich ein besserer Anschluss nicht fände. Da letzteres aber der Fall und für die Annahme eines doppelten Anschlusses sonst keine Veranlassung vorhanden ist, so kann der Sprung unterbleiben. Die erwähnten Thatsachen führen dann zu dem anderen Resultat, dass die Entwickelung des Fruchtkörpers durch innere Differenzirung, welche oben die angiocarpe genannt wurde, innerhalb der Basidiomycetengruppe an zwei weit auseinanderliegenden Stellen auftritt, nämlich in der Agaricinen-Reihe und bei den Polyporeen. Von letzteren aus führt sie dann weiter zur Ausbildung der Gastromyceten.

Nach den obigen Einzeldarstellungen bedarf es keiner weiteren Beweisführung dafür, dass die complicirten Lycoperdaceen und besonders die Phalloideen mit ihren wunderbaren Gestaltungen und Gewebedifferenzirungen die höchstgegliederten Basidiomyceten sind. Es ergibt sich ferner, dass die Reihen letzterer sämmtlich nach den einfacheren Thelephoreen und den Tremellinen hin convergiren und in diesen sich berühren. Durch diese Formen kann daher ein Anschluss der sämmtlichen Basidiomyceten an andere Pilze vermittelt werden, und da von einem solchen anderswo nichts bekannt ist, liegt die Wahrscheinlichkeit von vornherein nahe, dass diese Vermittelung zu finden ist. Die Vergleichung ergibt nun eine unzweifelhaft nächste Verwandtschaft zwischen den Tremellinen und den tremelloiden Uredineen (S. 306). In der That besteht zwischen diesen beiden Gruppen ein wesentlicher Unterschied überhaupt nicht, weder in dem Entwickelungsgang noch dem Bau der Fruchtkörper. Von dem ersteren braucht hier nichts wiederholt zu werden. Will man besonderen Werth legen auf die Gonidien- und Sprossbildung bei der Tremellinenkeimung, so findet auch diese Erscheinung ihre unzweifelhafte Wiederholung an der bei den Uredineen so oft vorkommenden Abgliederung »secundärer«, auch tertiärer Sporidien an solchen Primärsporidien, welche nicht bei ihrer ersten Keimung sofort günstigen Nährboden finden. Die, soweit be-

kannt, geringe Ausgiebigkeit dieser Sporidiensprossungen begründet nur einen quantitativen Unterschied, sie steht, beiläufig bemerkt, in augenscheinlicher Beziehung zu der streng parasitischen Lebenseinrichtung der Uredineen. Die Gestaltungsverhältnisse der Fruchtkörper sind bei Angehörigen beider Abtheilungen zum Theil die gleichen. Was man bei Auricularia (S. 329) Basidien nennt, ist von den Teleutosporen von Chrysomyxa (auch Coleosporium) in nichts wesentlichem verschieden; auch die Gestaltungen der Basidiosporen, resp. Sporidien, sind fast congruent zu nennen. Uredineen wie Leptochrysomyxa Abietis sind einfach Tremellinen, und müssten im System unter diesen stehen, wenn nicht ihre aecidienbildenden Verwandten bekannt wären. Dasselbe kann ohne Uebertreibung von den Leptopuccinien gesagt werden, denn die in Vergleich zu ziehenden Teleutosporen dieser sind Basidien von Tremellinen nicht unähnlicher als viele der letzteren unter einander. Auch die gelatinöse Membranbeschaffenheit vieler Uredineen könnte hier noch angeführt werden; sie bildet aber ein zu schwaches Argument, um ernstliche Erwähnung zu verdienen. Nach den in früheren Paragraphen gegebenen Darstellungen sind die Teleutosporen, für manche Fälle vielleicht erst die aus ihnen erwachsenen Promycelien der tremelloiden Uredineen den Basidien der Tremellinen nicht nur sehr ähnlich, sondern streng homolog. Dasselbe Verhältniss besteht zwischen den Sporidien einerseits, den Basidiosporen andererseits.

Nach den oben, S. 306, dargestellten Thatsachen kann nun weiterhin kein Zweifel daran bestehen, dass die Teleutosporen der tremelloiden Uredineen jenen der aecidienbildenden phylogenetisch streng homolog sind dass beide mit einander der scharf definirten Uredineengruppe angehören. Dem Entwickelungsrhythmus der aecidienbildenden Arten nach gehört diese Gruppe in die Ascomyceten-Reihe (S. 142). Durch die Tremellinen und tremelloiden Uredineen werden daher die Basidiomyceten an die Ascomyceten-Reihe angeschlossen.

Mit Beziehung auf den Gesammtentwickelungsgang in der Ascomycetenreihe fallen die Teleutosporen der Uredineen unter den Begriff der Gonidien; die ihnen, phylogenetisch gedacht, homologen Basidiosporen der Basidiomyceten dann selbstverständlich auch. Nennt man homolog solche Entwickelungsglieder, welche in dem Verlauf der ontogenetischen Entwickelung entsprechende Orte einnehmen, so ist die Homologie zwischen der Ascomycetenreihe und den Tremelloiden und Hymenomyceten unterbrochen und nicht restituirt in dem S. 133 dargelegten Sinne.

Wenn man nun weiter bei Beurtheilung der aus Entwickelungsähnlichkeit hervorgehenden Verwandtschaftserscheinungen phylogenetische Anschauungen festhält, so entsteht die Frage, ob man sich den Uebergang von den Tremelloiden und Basidiomyceten einerseits zu den aecidienbildenden Uredineen andererseits so vorstellen soll, dass letztere aus Tremelloiden, resp. Basidiomyceten hervorgegangen sind und alsdann die Sporenfrucht als ein neues, den anderen fehlendes Glied der Entwickelung erhalten haben; oder ob der umgekehrte Gang der phylogenetischen Entwickelung der wahrscheinlichere, die als Aecidium bekannte Sporenfrucht also aus dem ontogenetischen Entwickelungsgang der Tremelloiden und Basidiomyceten ausgeschaltet worden

ist. Eines von beiden muss ja selbstverständlich zutreffen. In dem ersten Falle wäre die phylogenetische Ausbildung der aecidientragenden Uredineen ein Act progressiver Entwickelung, denn es träte ein hochgegliederter Entwickelungsabschnitt zu früher vorhandenen neu hinzu; in dem anderen Falle wäre, weil jener Entwickelungsabschnitt verschwindet, eine regressive Entwickelung vorhanden. Wie schon oben (S. 308) und bei früherer Veranlassung[1]) bemerkt worden ist, steht der Annahme einer progressiven Entwickelung hier direct im Wege der Mangel jeglicher vermittelnder Zwischenformen; von den Tremelloiden zu den vollkommenen aecidienbildenden Arten fände ein Sprung statt, den man zwar nöthigenfalls hinnehmen müsste, der aber doch, nach Erfahrungen in bekannten Fällen progressiver Entwickelung wenig plausibel ist. Die umgekehrte Annahme der regressiven Entwickelung findet in bekannten Erscheinungen an Ascomyceten (vgl. S. 275) viel eher ihre erklärenden Analoga.

Es wurde nun aber ferner in den früheren Abschnitten zu zeigen versucht, wie die Ascomycetenreihe sich durch Peronosporeen, Zygomyceten und Verwandte an eibildende Algen anschliessen und von jenen in progressiver Folge sich weiter ableiten lässt; wie ferner die Uredineen sich dieser Reihe als ein Glied derselben hinzufügen. Diese Anschauung darf wohl zur Zeit als diejenige bezeichnet werden, welche mit den bekannten Thatsachen am besten und ungezwungensten in Einklang steht. So lange sie aber als richtig anerkannt wird, ist in der in Frage stehenden Alternative keine andere Annahme möglich als die, dass die Tremelloiden und Basidiomyceten auf regressivem Wege entstandene Abkömmlinge derjenigen Angehörigen der Ascomycetenreihe sind, auf welche die Beobachtung direct hinweist. Denn anderenfalls müssten diese letzteren einen doppelten phylogenetischen Ursprung haben, was bei einer so relativ eng begrenzten Gruppe, wie die Uredineen sind, nicht acceptirt werden kann. Einmal abgezweigt, ist dann allerdings die Basidiomycetenreihe für sich zu hoher und eigenartiger Ausbildung fortgeschritten, wie die Amaniten, Phalloideen, Sphaerobolus u. A. zeigen.

Die in Vorstehendem entwickelten Anschauungen erklären die oben (S. 356) bezüglich der Terminologie der Reproductionsorgane der Basidiomyceten gegebenen Andeutungen. Das Wort Gonidien hat hier einen anderen Sinn als in der Ascomycetenreihe, denn bei diesen wurde es mit Beziehung auf, resp. im Gegensatz zu den Carposporen (S. 139) gebraucht, in der Basidiomycetenreihe gibt es keine Carposporen, Gonidien nennt man hier vielmehr bestimmte Sporen im Gegensatz zu den Basidiosporen, und diese sind, phylogenetisch betrachtet, selber bestimmten Uredineen-Gonidien homolog. Die Frage, ob etwa die Gonidien der Tremellinen als den Uredo-Gonidien der Uredineen homolog betrachtet werden können, darf wohl als eine müssige bezeichnet werden; ernstlich einzuwenden ist gegen solche Anschauung allerdings wenig. Nicht minder bleibt die sich hieran schliessende Frage wohl am besten vorläufig unerledigt, ob die bei manchen Hymenomyceten bisher immer ohne Keimung beobachteten »Stäbchen« (S. 357) homolog jenen Tremellinen-

1) Bot. Zeitg. 1879, p. 825.

gonidien sind oder etwa von der Ascomycetenabkunft her überkommene Spermatien. Fernere Beobachtungen geben über diese Dinge vielleicht noch Aufschluss.

Die in Vorstehendem enthaltenen Anschauungen über den »Stammbaum der Pilze« sollen selbstverständlich nichts anderes sein als ein Versuch die zur Zeit bekannten einzelnen Thatsachen in ein einheitliches System zu bringen. Jede Verschiebung der thatsächlichen Grundlage wird dieses wiederum abändern können.

Als feststehende, nicht mehr verschiebbare Thatsache ist wohl zu betrachten die hervorgehobene nahe Verwandtschaft der Hymenomyceten mit den Uredineen. Dass erstere von letzteren phylogenetisch abgeleitet werden, und nicht umgekehrt, hat seine bestimmten, angegebenen Gründe. Diese sind nach den dermaligen Kenntnissen wohl auch gute, dass kann sich aber mit dem Fortschritt der Kenntnisse auch ändern, umsomehr als dieselben ja nicht nur direct von dem in Frage stehenden Gegenstand, sondern zum Theil auch weiterher genommen sind.

Man kann, auf Grund der nämlichen Thatsachen schon jetzt zu andern Resultaten gelangen, wie Brefeld's Anschauungen (Schimmelpilze III und IV) zeigen; freilich nicht ohne recht gewagte Hülfshypothesen. Was hierüber zu sagen ist habe ich in einer frühern Abhandlung schon ausgesprochen (Beitr. IV, p. 131) auf welche ich hier verweise.

Wie oben im Texte dargelegt ist, führen die überwiegenden Gründe zu der Annahme eines einheitlichen Anschlusses der Hymenomyceten an die Tremellinen und dieser, durch die Uredineen, an die Ascomycetenreihe. Die Einzelheiten solchen Anschlusses, die Frage ob dieser in letzter Instanz durch mehrere Species und durch welche vermittelt werde, bleiben hierbei dahingestellt.

Einige Beobachtungen hatten schon früher[1]) zu der Vermuthung einer nähern Beziehung zwischen Basidiomyceten und der Ascomycetenreihe geführt, und zwar der, dass erstere die Gonidienformen von vollständig existirenden Ascomyceten darstellten. Die Beobachtung von unzweifelhaften Ascis in pustelartigen Anschwellungen alter Lamellen von Agaricus melleus und die S. 360 erwähnten Erscheinungen an Nyctalis hatten die Vermuthung veranlasst. Die Auffindung von Perithecien, welche nach Tulasne mit den sternförmigen Sporen von N. asterophora zusammengehören, könnte eher dafür als dagegen sprechen. Sowohl jene Nyctalissporen als die Asci von Agaricus melleus hielt ich für Organe der betreffenden Hymenomycetenspecies, weil sie direct von Hyphen des Hutes zu entspringen scheinen. Wie schon S. 361 angedeutet, halte ich mit Tulasne jetzt ein Parasitenverhältniss hier für wahrscheinlicher, und habe die ascusbildenden Hyphen des Agar. melleus auch oben (S. 288) schon mit ihrem Parasitennamen Endomyces citirt. Da es aber auch bei letzterem bis jetzt nicht gelungen ist, die Parasitennatur und die Fehler in den früheren Beobachtungen nachzuweisen, so mögen diese Dinge hier wenigstens noch kurz erwähnt sein. Für den Fall übrigens, dass sich die früheren Angaben sammt der Zugehörigkeit der Tulasne'schen Perithecien zu Nyct. asterophora bestätigten, würden die vorgetragenen Anschauungen nur dahin abgeändert, dass der phylogenetische Anschluss der Basidiomyceten an die Ascomycetenreihe nicht nur an einem Punkte sondern an mehreren anzunehmen wäre. Die Zugehörigkeit in den ontogenetischen Entwickelungskreis von Ascomycetenspecies ist nach den heutigen Kenntnissen für die Mehrzahl der Basidiomyceten jedenfalls schwerlich mehr zu statuiren.

Litteratur (vgl. auch p. 126).

a) Hymenomyceten.

Auf die descriptiven, Sammel- und Kupferwerke Persoon's, E. Fries', Corda, Icones fungorum, Tulasne, Carpologia I sei vor allem hingewiesen. Nachstehend führe ich nur wichtigere Originalarbeiten an. Einzelnes ist oben in und unter dem Texte citirt.

1) Bot. Zeitg. 1859, p. 404.

F. Nees v. Esenbeck, Plantar. mycetoidarum etc. Evolutio. (Entw. d. Agaricus volvaceus) N. Act. Acad. Leopoldin. Carolin. Tom. XVI, pars I.
Jos. Schmitz, Ueber die Bildung neuer Theile bei den Hymenomyceten.
——, Ueber die Längen-Ausdehnung bei den Pileaten. Linnaea Bd. XVI (1842).
——, Ueber Entwickelung, Bau und Wachsthum von Thelephora sericea und hirsuta. Linnaea XII (1843) p. 417.
Bonorden, Allgem. Mykologie, p. 156—196 et passim.
——, Beobachtungen üb. den Bau d. Agaricinen. Bot. Ztg. 1858, p. 201 ff.
H. Hoffmann, Pollinarien und Spermatien von Agaricus. Bot. Ztg. 1856, p. 137 ff.
——, Beiträge zur Entwickelungsgesch. und Anatomie der Agaricinen. Bot. Zeitg. 1860, p. 389 ff.
——, Icones analyticae fungorum, I—IV. Giessen 1861—65.
de Bary, Zur Kenntniss einiger Agaricinen. Bot. Ztg. 1859, p. 385.
J. de Seynes, Organisation des champignons supérieurs. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. I, 269.
——, Recherches sur les végétaux inferieurs. I. Des Fistulines. Paris 1874.
Tulasne, Obs. sur l'organisation der Tremellinées. Ann. sc. nat. 3. Sér. Tom. XIX, p. 194.
——, Nouvelles notes sur les fungi Tremellini et leurs alliés. Ibid. 5. Sér. Tom. XV. Vgl. auch 5. Sér. Tom. IV.
M. Woronin, Exobasidium Vaccinii. Berichte d. naturf. Ges. Freiburg, 1867.
O. Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze, III.
——, - - - Hefepilze, V, Leipzig 1883.
Van Tieghem, Sur le développement du fruit etc. des Basidiomycètes et des Ascomycètes. Bull. Soc. bot. de France, 1876, p. 99. Bot. Zeitg. 1876, p. 161.
R. Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume. Berlin 1874.
——, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche. Berlin 1878.

b) Gastromyceten.

Als Hauptquellen für Morphologie u. Anatomie sind voranzustellen:

Corda, Icon. fungorum, Tom. II, V, VI und Tulasne, Fungi hypogaei. Paris 1851.
Bei Corda auch viele Reproductionen, zumal aus den interessanten kurzen Beschreibungen exotischer Formen von Berkeley in Hooker's Journal. Sodann:
Micheli, Nova Plant. Genera. 1729. (Phallus, Clathrus.)
Berkeley, Annals and Magaz. of Nat. History, 1839 u. Ann. sc. natur. 2. Sér. Tom. XII (1842) p. 160.
Vittadini, Monographia Lycoperdineorum. Memorie Acad. Torino. Tom. V, 1842.
J. Schmitz, Ueber Cyathus. Linnaea Bd. XVI (1842).
Tulasne, De la fructification des Scleroderma comparée à celle des Lycoperdon et des Bovista. Ann. sc. nat. 2. Sér. Tom. XVII.
——, Sur les genres Polysaccum et Geaster. Ibid. Tom. XVIII (1842).
——, Rech. sur l'organis. des Nidulariées. Ibid. 3. Sér. Tom. I (1844).
——, Description d'une nouvelle espèce de Secotium. Ibid. Tom. IV (1845).
——, in Exploration scientif. d'Algérie, p. 434, Tab. 23. (Entwickelung von Clathrus.) Ueber denselben Gegenstand s. Berkeley, Hooker's Journ. of Bot. Vol. IV, p. 68.
v. Schlechtendal u. Müller, Mitremyces Junghuhnii, Bot. Zeitg. 1844, 401.
Bonorden, Mycologische Beobachtungen. Bot. Zeitg. 1851, p. 18. (Phallus, Sphaerobolus.)
——, die Gattungen Lycoperdon u. Bovista. Ibid. 1857, p. 593.
Rossmann, Beitr. zur Entw. des Phallus impudicus. Ibid. 1853, p. 185.
Jul. Sachs, Morphologie des Crucibulum vulgare Tul. Ibid. 1855.
v. Schlechtendal, Phalloideen. Linnaea Bd. 31 (1862). Enthält reiche Litteraturangaben über diesen Gegenstand.
Hoffmann, Icon. analyt. Fungor. II, p. 33 (Hymenogaster).

de Bary, Beitr. zur Morphol. u. Physiol. d. Pilze, I (1864) (Phallus).
R. Hesse, Mikroskop. Unterscheidungsmerkmale d. Lycoperdaceengenera. Pringsh. Jahrb. Bd. X, p. 384.
——, Keimung d. Sporen v. Cyathus striatus. Ibid. p. 199.
N. Sorokin, Développement du Scleroderma verrucosum. Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. III.
E. Eidam, Keimung u. Entwickelung d. Nidularieen. Cohn's Beitr. z. Biologie II.
O. Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze, III, p. 174.
A. Pitra, Ueber Sphaerobolus. Bot. Zeitg. 1870, p. 681.
Schröter, Entwickelg. v. Tulostoma. Cohn's Beitr. II, p. 65.
Ed. Fischer, Zur Entwickelungsgesch. d. Gastromyceten. Botan. Zeitg. 1884. (Sphaerobolus, Mitremyces.)

III. Abtheilung. Lebenseinrichtungen der Pilze.

Capitel VI. Keimungserscheinungen.

1. Keimfähigkeit und Resistenz der Sporen.

§ 95. Die meisten bekannten Sporen der Pilze, das Wort Spore im Sinne von S. 139 genommen, sind der Keimung fähig vom Augenblick ihrer Reife an. Für eine Minderzahl bekannter Formen trifft dieses nicht zu, sie keimen erst nachdem sie einen auf die Reifung folgenden Ruhezustand durchgemacht haben.

Beispiele der ersten, sofort keimenden Kategorie sind wohl sämmtliche Ascosporen, auch die meisten Sporen von Hymenomyceten, die Mehrzahl der als Gonidien bezeichneten Formen, die Oosporen mancher Saprolegnieen, wie Achlya spinosa, apiculata, Aplanes (§ 40).

Manche Sporen sind ausnahmsweise selbst vor der Reife, d. h. bevor sie den diese nach der empirisch festgestellten Regel bezeichnenden Zustand (S. 63) erreicht haben, keimfähig. Die Gonidien der Saprolegnieen z. B. können in Culturen unter Deckglas mit Ueberspringung ihres regulären Schwärmzustandes keimen[1]), die Ascosporen von Sordaria fimiseda zeigten sich in Woronin's[2]) Versuchen keimfähig lange vor Erreichung ihrer definitiven Membranstructur und Entlerung aus dem Ascus, und ähnlichen Erscheinungen begegnet man bei Ascomyceten gelegentlich nicht selten.

Die Dauer der Keimfähigkeit bei Ausschluss der Keimungsbedingungen und tiefgreifender Schädigung ist bei den Sporen dieser Kategorie nach Einzelfällen, d. h. nach Species, Individuen und Sporenform verschieden. Auf kurze Frist eingeschränkt ist sie bei den relativ wasserreichen turgescenten Gonidien

1) Thuret, Ann. sc. nat. 3. Sér. T. 14. Pl. 22.
2) Vgl. S. 283.

der Peronosporeen, den Uredo-, Aecidiumsporen und Sporidien der Uredineen. Sie dauert hier, bei nicht völliger Eintrocknung bis einige Wochen, selten einige Monate, erlischt jedoch, soweit beobachtet, spätestens mit dem Ende des Sommers in welchem die Sporen gereift sind. Nicht völlig lufttrocken gewordene Gonidien von Cystopus candidus z. B. blieben 6 bis 8, von Phytophthora infestans 3 Wochen entwickelungsfähig; völlig lufttrockene (auf Glasplatten aufgefangene) hatten bei letzterer Species die Entwickelungsfähigkeit schon nach 24 Stunden verloren. Aehnliche Erfahrungen liegen vor von den genannten Uredineensporen. Die reifen Schwärmsporen der Saprolegnieen und Peronosporeen sind nur am Schlusse der kurzdauernden Schwärmperiode während kurzer Frist keimfähig und sterben bei Ausschluss der Keimungsbedingungen. Doch machen hiervon die diplanetischen (vergl. S. 117, 155) insofern eine theilweise Ausnahme, als sie, nach Eintritt in den transitorischen Ruhezustand, jedenfalls Tage und Wochen lang, vielleicht noch länger, unverändert lebendig bleiben können wenn die Bedingungen zur Weiterentwickelung (speziell hinreichende Sauerstoffzufuhr) ausgeschlossen sind. In frischem, sauerstoffhaltigem Wasser tritt dann die Weiterentwickelung, zunächst das zweite Schwärmstadium ein.

Auf der anderen Seite besitzen zahlreiche hierhergehörige Sporen nicht wasserbewohnender Pilze eine sehr lange dauernde Lebens- und Keimfähigkeit, wenn sie geschützt und lufttrocken aufbewahrt werden.

Für viele der gewöhnlichen Pilzformen ist eine Dauer von 1—2 Jahren constatirt; z. B. Penicillium glaucum 2 Jahre für die Ascosporen, $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ für die Gonidien; Coprinus stercorarius über 1 Jahr[1]), Gonidien von Aspergillus niger über 1 Jahr, Sordaria curvula 28 Monate, Botrytis Bassii und verwandte Jsaria-Formen 1—2 Jahre, Mucor stolonifer 1 Jahr. — Die Gonidien des mit letzterem nahe verwandten Phycomyces nitens sind ein geeignetes Beispiel für specifische und individuelle Verschiedenheit. Van Tieghem[2]) fand ihre Keimfähigkeit kaum 3 Monate dauernd, ich fand einmal 10 Monate alte noch gut keimend, in anderen Fällen aber schon nach 1 Monat die Keimfähigkeit erloschen.

Von besonderer Dauerhaftigkeit sind nach Hoffmann und v. Liebenberg[3]) die Dauersporen mancher Ustilagineen; letztgenannter Beobachter fand (an Herbariumexemplaren) Tilletia Caries keimfähig nach $8\frac{1}{2}$ Jahren, Ustilago Carbo nach $7\frac{1}{2}$, U. Tulasnei, Urocystis occulta $6\frac{1}{2}$, Ust. Kolaczekii, Crameri und destruens $5\frac{1}{2}$, U. Rabenhorstiana $3\frac{1}{2}$ Jahren. Für manche der genannten Formen, wie U. Carbo scheint hiermit das Maximum der möglichen Dauer angegeben; andere, wie Tilletia Caries dürften die Keimfähigkeit noch länger erhalten können, die angegebene Ziffer bezieht sich auf das älteste disponibel gewesene Material und dieses erwies sich als so gut keimfähig, dass solches auch für noch älteres vermuthet werden kann. —

---

1) Brefeld, Schimmelpilze II, 76, III, 15.

2) Van Tieghem et Le Monnier, Ann. sc. nat. 5. Sér. XVII, 288.

3) Hoffmann, in Pringsheim's Jahrb. II, 267. v. Liebenberg, Ueber die Dauer der Keimkraft der Sporen einiger Brandpilze. Oesterr. Landw. Wochenblatt, 1879, Nr. 43 und 44.

Gonidien von Aspergillus flavus erwiesen sich in einem beobachteten Falle[1]) nach 6, von A. fumigatus[2]) sogar nach 10 Jahren trockener Aufbewahrung keimfähig.

Für die Nothwendigkeit eines auf die Reifung folgenden Ruhezustandes um die Keimfähigkeit zu erlangen sind bekannte Beispiele die Oosporen der Peronosporeen und der meisten Saprolegnieen, die Zygosporen der Mucorinen, die oben in den morphologischen Darstellungen als Dauersporen oder Ruhesporen bezeichneten Organe von Chytridieen, Protomyces u. s. w., die Teleutosporen der meisten Uredineen — jedoch mit Ausnahme von Leptopuccinia, Coleosporium, Leptochrysomyxa, Chrysomyxa, Cronartium, Hemileia u. a., welche in die vorige Kategorie gehören, ferner wohl auch die Megalogonidien oder Dauergonidien von Hypomyces und verwandten Formen, manche Ustilagineensporen u. a. m.

Der Ruhezustand hat in einer Reihe dieser Fälle der thatsächlich beobachteten Regel nach eine bestimmte Dauer, er fällt in bestimmte Vegetations- und Jahreszeiten. So bei den Uredineen mit winterlich ruhenden Teleutosporen, deren gewöhnlichster Repräsentant Puccinia graminis ist. Die Teleutosporen dieser Pilze reifen zu Ende des Sommers und im Herbste. Sie keimen, unter geeigneten Bedingungen, im folgenden Frühling, vorher sind sie auch in der Cultur nicht oder schwer zur Keimung zu bringen. So ferner, soweit die Untersuchungen reichen, bei den Oosporen der nicht wasserbewohnenden Peronosporeen, den Dauersporen von Protomyces macrosporus, auch von Synchytrium-Arten wie S. Anemones, aureum u. a. (vgl. S. 180). Während des Sommers gereift, keimen diese erst im nächsten Frühling und bei künstlicher Cultur ist eine Abkürzung der Ruhezeit nur schwer zu erreichen.

Anders liegt, nach Woronin's[3]) Untersuchungen die thatsächliche Ruhezeit der Ustilagineen Tuburcinia Trientalis, wohl auch Sorosporium Saponariae Die im Laufe des Sommers gereiften Dauersporen sind nicht vor Ende September desselben Jahres keimfähig.

Bei den darauf untersuchten Zygosporen der Zygomyceten den Oosporen vieler Saprolegnieen[4]), der Pythien, den Dauersporen von Synchytrium Taraxaci ist eine derartige Accomodation an bestimmte Jahreszeit wenigstens nicht allgemein Regel, wenn dieselbe auch in manchen Fällen (Sporodinia, Synchytrium) thatsächlich zutreffen mag. Man kann hier nur von einer nothwendigen, mehrere Wochen bis Monate dauernden, im einzelnen nach Species und Individuen wechselnden Ruheperiode reden.

Ueber das unter günstigen Verhältnissen mögliche Maximum der Ruhedauer liegen für die nicht an bestimmte Jahreszeit gebundenen Formen keine genauen Untersuchungen vor. Bei unter Wasser aufbewahrtem Material von Pythium proliferum kann es bis auf ein Jahr und wahrscheinlich länger ausgedehnt werden. Bei den Zygomyceten und Saprolegnieen lassen die vor-

1) Brefeld, Schimmelpilze, IV, p. 66.
2) Eidam, in Cohn's Beitr. z. Biologie III, 347.
3) Beitr. V. Vgl. S. 194.
4) Vgl. de Bary, Beitr IV.

liegenden Erfahrungen vermuthen, dass die Keimfähigkeit unter Ausschluss der Keimungsbedingungen früher erlischt, als bei den lebenszäheren, über Jahresfrist keimfähig bleibenden Formen ohne nothwendigen Ruhezustand.

Die mit dem Ruhezustand an bestimmte Jahreszeit accomodirten Formen scheinen der Regel nach die auf ihre Reifung zunächst folgende günstige Keimungszeit nicht oder nicht lange lebensfähig zu überdauern. Ueberwinterte Teleutosporen von Pucc. graminis keimen ungemein leicht im Frühling welcher auf ihre Reifung folgt; successive langsamer und seltener während der nachfolgenden Sommermonate, von August an konnte ich sie nicht mehr zur Keimung bringen, ebensowenig im Frühling des zweiten auf ihre Reife folgenden Jahres. Andere, verwandte Arten verhalten sich ebenso. Sporen der Tuburcinia Trientalis, welche den Spätherbst nach ihrer Reifung überstanden hatten, konnte Woronin nie mehr zur Keimung bringen. Analoges Verhalten scheinen, nach den vorliegenden Erfahrungen, die regulär überwinternden Oosporen der Peronosporeen, die Wintersporen der Chytridieen u. s. f. zu zeigen, doch fehlen allerdings genaue Untersuchungen über das mögliche Maximum ihrer Ruhedauer.

Gegen Schädigungen durch von aussen einwirkende Agentien zeigen die Sporen nach Einzelfällen sehr verschiedene Widerstandsfähigkeit. Sieht man ab von der Wirkung giftiger Körper, so kommen hier in Betracht Wasserentziehung, extreme Temperaturen, mechanische Eingriffe.

Was zunächst die letzteren betrifft, so fand van Tieghem[1]), dass manche reife Pilzsporen — Gonidien von Phycomyces, Pilobolus oedipus, Mortierella reticulata, Zygosporen von Sporodinia und Mucor fusiger — wenn sie verwundet, selbst in nicht zu kleine Stücke zerschnitten sind, die Wundflächen durch Abscheidung einer neuen Protoplasmahautschicht und Membran zu vernarben, oder aber, bei leichter partieller Laesion sich in einige Tochterzellen zu theilen vermögen, und dass dann jede dieser und jedes der vernarbten Fragmente in günstigen Verhältnissen keimfähig bleibt oder wird.

Manche Sporen sind schon gegen die Wasserentziehung sehr empfindlich, welche durch Austrocknen in mässig (20—22° C.) warmer Luft bewirkt wird. Ausser den auf die Entwickelung unter Wasser angewiesenen Schwärmsporen gilt dies für die oben schon erwähnten abgeschnürten Gonidien der Peronosporeen und die kurzlebigen Uredineensporen. Dieselben verlieren im lufttrocknen Zustand rasch, wie das Beispiel von Phytophthora infestans zeigt selbst schon nach 24 Stunden die Keimfähigkeit. Auch die unter Wasser reifenden Oosporen der Saprolegnieen ertragen, soweit die Erfahrungen reichen, die Austrocknung in der Luft bei gewöhnlicher Temperatur nicht. Von reifen ejaculirten Sporen der Sclerotinia ciborioides hatten (nach Schätzung) mindestens 95% die Keimfähigkeit eingebüsst, nachdem sie 12 Tage, bei ca. 20° C. auf Glasplatten trocken an der Luft aufbewahrt worden waren.

Auch viele Flechtenpilze scheinen, nach gelegentlichen Wahrnehmungen, hierher zu gehören, worüber jedoch noch genauere Untersuchungen entscheiden müssen.

---

1) Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. 4, p. 315.

Wie schon aus dem oben Angegebenen hervorgeht, sind dieses aber, der überwiegenden Mehrzahl gegenüber, Ausnahmefälle, die meisten Pilzsporen können in lufttrockenem Zustande lange keimfähig bleiben. Manche müssen nach ihrer Toleranz gegen hohe Temperaturen zu schliessen, sicher eine hochgradige künstliche Wasserentziehung ertragen können,

Die Resistenz gegen extreme Temperaturen zeigt sich erstlich in Beziehung auf hohe Kältegrade. Die in unseren gemässigten Klimaten regulär überwinternden Sporen, von denen vorhin die Rede war, ertragen jedenfalls eine Abkühlung auf — 15 bis — 25°, ohne in ihrer Keimfähigkeit im geringsten beeinträchtigt zu werden. Und die Erfahrung berechtigt, gleiches oder ähnliches Verhalten auch für die Mehrzahl der übrigen oben besprochenen langlebigen Sporen anzunehmen. Direct bestätigt wurde dies von Hoffmann für Ustilago Carbo, destruens, Trichothecium roseum, Fusarium heterosporum, Penicillium glaucum, Botrytis cinerea, von Schindler[1]) für Tilletia Caries.

Dass eventuell sehr niedrige Temperaturgrade ertragen werden zeigt das wenn auch nicht streng hierher gehörige Verhalten von Saccharomyces Cerevisiae (»Presshefe«), dessen Zellen nach Schumacher[2]) auch bei — 113,75° C nur theilweise getödtet wurden, zum Theil aber lebens- und wachsthumsfähig blieben.

Auf der anderen Seite ertragen viele überhaupt langlebige Sporen extrem hohe Temperaturen ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen. Einzelne Beobachtungen zeigen, dass dabei die Dauer der Erhitzung von wesentlichem Einfluss sein kann. Trockene Sporen einer Reihe von Pilzen werden durch eine 100° weit übersteigende Erhitzung nicht getödtet. Nach Nägeli kann man sagen, dass zur sicheren Tödtung solcher oft eine Erhitzung auf ca. 130° nöthig ist. In Wasser oder Wasserdunst dagegen liegt der Tödtungspunkt für Pilzsporen oft viel niedriger, und für keine derselben ist nachgewiesen, dass sie hier Erwärmung auf 100° lebend überstehen.

Nach H. Hoffmann ertragen die trockenen Sporen von Ustilago Carbo und U. destruens eine Temperatur von 104° bis 128°, im dunstgesättigten Raume liegt der Tödtungspunkt für U. Carbo zwischen 58,5° und 62°, für U. destruens bei einstündiger Erwärmung zwischen 74° und 78°, bei zweistündiger zwischen 70° und 73°. Tilletia Caries erträgt dagegen, nach Schindler, 95° C trocken nicht mehr. Nach Payen (Cpt. rend. Tom. 27, p. 4) ertragen die Sporen eines im Innern von Brod gefundenen Schimmels, Oidium aurantiacum, eine Temperatur von 120°; auf 140° erhitzt waren sie verfärbt und todt.

Pasteur's Versuche ergaben, dass die Sporen von Penicillium glaucum in trockner Luft bei 108° unverändert bleiben. Bei 119° — 121° verlieren viele, doch nicht alle ihre Keimfähigkeit, bei 127° — 132° alle sehr schnell. »Ascophora elegans« (= Mucor spec.) hat den gleichen Tödtungspunkt. Aehnliche Resultate ergaben Versuche mit unbestimmten, im Staube enthaltenen Sporen, unter denen Botrytis cinerea P. (Gonidien v. Peziza Fuckeliana) oder eine nahe

1) Wollny's Forschungen a. d. Agriculturphysik, Bd. III, p. 288.

2) Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 70, I. Abth., Juni 1874; hier auch weitere Litteraturangaben. Vgl. auch Pfeffer, Physiol. II, 438.

verwandte Form deutlich bestimmbar ist, welche 121° ertrug. Erwärmung der in Flüssigkeit suspendirten Sporen auf 100° war in den Pasteur'schen Versuchen immer tödtlich.

Diesen Daten gegenüber stehen freilich die von Sachs[1]) mitgetheilten Resultate der Versuche von Tarnowsky, nach welchen Sporen von Penicillium glaucum und Mucor stolonifer, in Luft 1—2 Stunden auf 70—80° C erwärmt, nur noch sehr selten keimten, während 82—84° C. durchaus tödtlich wirkten. In Flüssigkeit erfolgte bei 51—55° vollständige Tödtung. Auf einige hierher gehörige ältere Angaben von J. Schmitz[2]) mag hier nur kurz noch hingewiesen werden, sie sind jedenfalls sehr der Controle bedürftig.

Das in vorstehenden Paragraphen Mitgetheilte zeigt, dass die Sporen der Pilze in ihren bezüglichen Eigenschaften sich verhalten, wie die analog functionirenden Organe anderer Pflanzen. Sie stellen ihrerseits Specialfälle dar für die von der Keimfähigkeit, Resistenz etc. solcher Organe allgemein gültigen Regeln.

Die theoretische Erklärung der Erscheinungen ist daher auch die gleiche, und findet die gleichen Schwierigkeiten wie bei den analogen Fällen ausserhalb der Pilze; auf die Discussion derselben einzugehen ist hier nicht der Ort, dafür sei auf die allgemeine physiologische Litteratur, speciell auf die betreffenden Kapitel von Pfeffer's Physiologie verwiesen.

Es braucht ferner wohl kaum nochmals hervorgehoben zu werden, wie die speciellen Erscheinungen und Eigenschaften von Fall zu Fall wechseln oder wenigstens wechseln können, wie daher auf die von einer Pilzspore zu erwartenden Erscheinungen nicht mit Sicherheit von jenen einer anderen, wenn auch verwandten Form geschlossen werden kann, sondern jede für sich untersucht werden muss. Das bezieht sich sowohl auf die gleichnamigen Sporen verschiedener Pilzspecies, als auf die ungleichnamigen einer und derselben. Und ferner zeigen die Resultate über Dauer und Resistenz auch individuelle Differenzen gleichnamiger Sporen an. Denn gegen die Grenzen der Dauer- und Resistenzfähigkeit hin sieht man nicht nur die Keimungen überhaupt unter sonst gleichen Verhältnissen schwieriger und langsamer eintreten — die Gonidien von Aspergillus flavus z. B. frisch sofort, nach sechsjähriger Eintrocknung erst nach 14tägiger Einwirkung der Keimungsbedingungen keimen — sondern es tritt auch gegen jene Grenzen hin das definitive Absterben bei den einen Sporen früher ein als bei anderen gleichnamigen. Solche Differenzen mögen nun in inneren Ursachen, die sich etwa mit den Worten ungleicher Ausreifung zusammenfassen lassen, ihren Grund haben; oder darin, dass vielleicht nach gleicher Ausreifung die einen Sporen besser als andere gegen langsam einwirkende und verändernde äussere Agentien geschützt waren, was ja meist nur äusserst schwer oder gar nicht sicher bestimmt werden kann[3]). Jedenfalls ist aber in praxi auf sie zu achten, und manche Widersprüche in vorliegenden Angaben können in ihnen ihren Grund haben.

---

1) Lehrb. 4. Aufl. p. 699.
2) Verhandl. d. naturhist. Vereins d. Rheinlande II, (1845).
3) Vgl. hierüber z. B. v. Liebenberg, l. c.

Es ist wohl auch kaum nöthig, darauf aufmerksam zu machen, wie in den beschriebenen Eigenschaften Anpassungen an bestimmte Lebensweisen gegeben sind, theils gröberer, theils feinerer Art. Um nur ein paar Beispiele anzuführen, so sind die mit der Reife sofort keimfähigen und resistenten Sporen der gewöhnlichen Schimmelformen — Penicillien, Eurotien, Aspergillen, Mucorinen, die Gonidien vieler Ascomyceten — von dem Augenblick der Reife an lange Zeit stets bereit zur Weiterentwickelung, sobald sie geeignete Bedingungen für dieselbe finden, und dies kann für diese Pilze so zu sagen an jedem Orte und zu jeder Zeit geschehen, weil für sie bezüglich der Qualität des Substrates ein sehr weiter Spielraum besteht (vgl. § 97). Die oben beschriebenen regulär überwinternden Teleutosporen von Puccinia graminis finden in dem auf die Ueberwinterung folgenden Frühling, in welchen der Höhepunkt ihrer Keimfähigkeit fällt, nicht nur für die Keimung, sondern auch für die Fortentwickelung ihrer Keimproducte, der kurzlebigen Sporidien, die günstigsten Bedingungen; letzteres insofern, als in der feuchten kühlen Frühlingszeit die Gefahr des Vertrocknens relativ gering, und als das junge Laub der Berberitzen vorhanden ist, in welches die Sporidienkeime zur Weiterentwickelung eindringen müssen (vgl. § 110). Im Spätjahr, nach der Reifung, fehlt diese Bedingung zur Weiterentwickelung so gut wie vollständig, der auf die reguläre Keimungszeit folgende Hochsommer ist ebenfalls ungünstig, die Erscheinungen der Keimfähigkeit sind an diese Verhältnisse eng accomodirt. Die Teleutosporen dieses Pilzes sind zugleich die Organe, mittelst deren derselbe bei uns ausschliesslich, oder wenn man zweifelhafte Ausnahmefälle berücksichtigt, ganz vorzugsweise überwintert, denn alle übrigen Organe sterben der Regel nach mit Eintritt der Winterzeit ab. Ganz ähnliche Verhältnisse gelten, mutatis mutandis, für die regulär überwinternden Sporen von anderen Uredineen, von Protomyces, Synchytrium, Peronosporeen, besonders auffallend Cystopus Portulacae in unseren Gegenden, für Tuburcinia Trientalis u. a. m.

An diese Fälle genauer Anpassung an die Ueberwinterungsfunction schliesst sich aus der Verwandtschaft der genannten Formen eine lange Reihe von anderen, in welchen die hier in Rede stehenden Eigenschaften der betreffenden Sporen mit anders angepassten Lebenseinrichtungen die mannichfachsten Modificationen erfahren. Durch diese kommt man z. B. in der Verwandtschaft der P. graminis zu den Leptopuccinien mit den Winter überdauerndem Mycel und grossentheils kurzlebigen, sofort mit der Reife keimenden Sporen, und noch mehr den Chrysomyxen, mit ebenfalls überwinterndem Mycelium und einem reichen Apparat von Sporen, welche sämmtlich zu den kurzdauernden gehören und nur in dem Sommer ihrer Entstehung functioniren (vgl. § 82, 110). In anderen Gruppen kehrt Aehnliches allerorten wieder.

2. Aeussere Keimungsbedingungen.

§ 96. Die äusseren Bedingungen für den Eintritt der Keimung an der Spore sind im allgemeinen die gleichen wie für die Keime und Samen anderer Pflanzen: bestimmte Temperatur der Umgebung, Zufuhr von Sauerstoff und Wasser, und in bestimmten Fällen auch von Nährstoffen.

Die Cardinalpunkte der Keimungstemperatur sind nur für wenige Pilze genau ermittelt. Für die Gonidien von Penicillium glaucum fand Wiesner[1]) das Minimum bei 1,5—2° C, das Maximum bei 40—43° und das Optimum um 22° C, und ähnliche Lage dürften die Cardinalpunkte für sehr viele Pilze unserer Klimate haben. So keimt nach Hoffmann Ustilago Carbo schon bei + 0,5 bis 1° C, Botrytis cinerea bei + 1,6°, Ustilago destruens noch nicht bei + 6° C, aber noch bei 38,75° C; Cystopus candidus fand ich bei + 5° ebensogut Zoosporen und deren Keime entwickelnd wie bei 25° C.

Genauere Untersuchungen werden aber auch hier viele ähnliche specifische und individuelle Differenzen ergeben wie in anderen Regionen des Pflanzenreichs. Als ein auffallendes Beispiel von Pilzen kann hierfür der von Lichtheim[2]) näher untersuchte Aspergillus fumigatus Fresen. genannt werden, für welchen das Minimum, nach approximativer Bestimmung, nicht viel unter + 15° C liegen wird.

Ferner haben Pilze, welche in dem Verdauungskanal von warmblütigen Thieren zu keimen pflegen, wie Mucorinen, Piloboli, Ascoboli und wohl auch Sordarien und Coprini voraussichtlich ein der Körpertemperatur der Warmblüter entsprechendes Optimum. Brefeld gibt sogar die Minimaltemperatur auf 35—40° an[3]) für nicht näher bezeichnete hierher gehörige Species. Für Crucibulum vulgare, dessen reguläre Keimung auch im Darmtractus von Thieren vermuthet wird, gibt Brefeld ebenfalls 35—40° an, während Eidam[4]) die Keimung schon bei 20—25° beobachtet hat.

Ueber die nach allgemeinen Erwägungen nothwendige Zufuhr von Sauerstoff liegen für die Pilzkeimungen keine speciellen Untersuchungen vor. Eine Illustration ihrer Nothwendigkeit erhält man bei Aussaaten in Flüssigkeitstropfen unter Deckglas. Die Sporen keimen hier um so besser, je näher sie dem Deckglasrande liegen, wo die Luft frei zutritt; in der Mitte unterbleibt die Keimung oft ganz.

Die Nothwendigkeit der Wasserzufuhr ist überall evident und selbstverständlich. Aus dem Anschwellen der keimenden Spore und dem Auftreten successiv wachsender Vacuolen ist ersichtlich, dass der Keimungsprocess mit Wasseraufnahme beginnt. Je nach Species resp. Sporenform ist nun die Aufnahme von reinem Wasser für die Keimung erforderlich, oder es muss dieses bestimmte Nährstoffe enthalten, oder sie erfolgt sowohl im Wasser als in Nährlösungen.

In die erste Kategorie gehört eine Anzahl streng parasitisch angepasster Formen, zumal Peronosporeen und Uredineen, auch Erysipheen, Polystigma rubrum, Rhytisma spec. Auch die Flechtenpilze dürften grossentheils hierher gehören, sind jedoch noch näher zu prüfen. Zumal die Sporen der beiden erstgenannten Gruppen keimen am besten, wenn sie nicht in, sondern auf Wassertropfen oder in dunstgesättigte Atmosphäre kommen, welche ihnen dann den

---

1) Sitzungsber. d. Wiener Acad. Bd. 67, I (1873).
2) Berliner klinische Wochenschrift, 1882, Nr. 9.
3) Schimmelpilze IV, p. 20.
4) l. c. Vgl. S. 368.

Wasserbedarf wohl in Form kleiner Niederschläge liefert. Nährstofflösungen können die Keimung sogar hindern. Die Beobachtung zeigt, dass die für letztere normalen Entwickelungserscheinungen lediglich auf Kosten und durch Umlagerung der in der Spore gegebenen Substanz geschehen (vgl. z. B. § 79—82).

Für die das andere Extrem repräsentirende dritte Kategorie sind die Gonidien von Mucor stolonifer, Chaetocladium und wohl der meisten Mucorinen, die Ascosporen von Sclerotinia Fuckeliana Beispiele. In reinem Wasser treiben diese Pilze höchstens schwache Keimanfänge, von denen nicht sicher ist, ob sie nicht durch geringe Nährstoffmengen ermöglicht wurden, welche mit den Sporen ins Wasser gekommen sind. Die Ascosporen der Sordarien, die Sporen der Coprini werden ebenfalls hierher gehören. Ihre Keimung wurde bisher nur in Nährlösungen erhalten, doch liegen über ihr Verhalten in reinem Wasser keine genauen Angaben vor, weil dasselbe nur geringes practisches Interesse hat.

Der zweiten, intermediären Kategorie dürften die meisten Pilzsporen angehören, mit wiederum specifisch wechselnder Neigung zu dem einen oder dem anderen Extrem. Beispiele sind die Gonidien von Penicillium, Sclerotinia Fuckeliana und andere gewöhnliche Schimmelformen; die Sporen von Ustilagineen, Tremellinen, über welche die Angaben der betr. Abschnitte von Cap. V zu vergleichen sind.

In den Fällen der für die Keimung nothwendigen Nährstoffzufuhr setzt, wenn man die Thatsachen mit anderen Worten ausdrückt, der Beginn des Keimungsprocesses jenen des Ernährungsprocesses voraus. Dementsprechend beobachtet man bei jenem die S. 123 beschriebenen Erscheinungen dauernd bleibender und stetig vermehrter Protoplasmamenge. Die keimende Spore verhält sich wie eine wachsende vegetative Zelle. Bei den diesem Extrem sich anschliessenden intermediären Fällen findet augenscheinlich das Gleiche statt. In wieweit in anderen, etwa beim Keimungsanfang, aus der Lösung nur Wasser aufgenommen wird, wäre eventuell noch zu untersuchen.

Die Qualität der für die Keimung geeigneten Nährstoffe ist in den meisten Fällen dieselbe wie für die Vegetation der jeweiligen Species. Doch scheinen hiervon auch Ausnahmen vorzukommen. Die Sporen des Ascobolus furfuraceus[1]), welcher in den Fäces pflanzenfressender Thiere vegetirt, konnten bis jetzt nur auf der Magenschleimhaut der lebenden Versuchsthiere (Kaninchen) zur Keimung gebracht werden. In Wasser, Nährlösungen, auch in künstlichem, aus Schweinsmagen dargestelltem Magensaft keimten sie nicht, weder bei Zimmertemperatur, noch jener des Thierkörpers. In wieweit hier besondere stoffliche Eigenschaften der Schleimhautoberfläche die Keimung bedingen, bleibt näher zu untersuchen. Analoge Erscheinungen beobachtete ich bei der auf dem Gewölle von Raubvögeln vegetirenden Onygena corvina. Bei Aussaat der Sporen auf Objectträger unter den angegebenen Variationen absolut negatives Resultat; andererseits schöne Entwickelung der Fruchtkörper der Onygena auf dem ausgespieenen Gewölle einer lange in Gefangenschaft gehaltenen Schleiereule,

1) Janczewski, Bot. Zeitg. Vgl. S. 283.

welcher Sporen des Pilzes mit einer von ihr gefressenen Maus beigebracht worden waren; und zwar erfolgte die Entwickelung des Pilzes auf dem von der sporenbestreuten Maus selbst, nicht von einer anderen herrührenden Gewölle. Auf den meisten so erhaltenen Gewöllen blieb allerdings die Entwickelung der Onygena aus, es kam statt ihrer eine reiche Vegetation von (nicht, absichtlich ausgesätem) Gymnoascus. Vielleicht hatte dieser die Onygena verdrängt. Nähere Untersuchung dieses Falles bleibt natürlich vorbehalten.

Von Protomyces macrosporus wurde bisher nur auf der Epidermis von Aegopodium die Bildung von Keimschläuchen beobachtet, nicht in Nährlösungen. Ob es sich in diesem Falle auch um eine hierhergehörige Erscheinung, also um Bedarf qualitativ bestimmten Nährstoffs für den Keimungsprocess handelt, bleibt näher festzustellen.

Schon aus den genannten Daten ergibt sich, dass bezüglich des Nährstoffbedürfnisses bei der Keimung analoge specifische Differenzen oder Anpassungen vorliegen wie für das Bedürfniss bestimmter Temperaturen und jener nicht näher definirten Veränderungen, welche während des Ruhezustandes eintreten müssen. Man kann sich speciell kaum vorstellen, dass das Nährstoffbedürfniss einfach abhängig wäre von der Quantität der in der Spore vorhandenen Reservestoffe. Das wird veranschaulicht durch die angeführten Beobachtungen an den Ascosporen der Sclerotinia Fuckeliana im Vergleich mit den sehr ähnlichen der nahverwandten Scl. Sclerotiorum. Letztere keimen leicht in reinem Wasser. Dass auf der anderen Seite die Sporen welche nur der Wasserzufuhr zur normalen Keimung bedürfen, mit der für diese erforderlichen Reservestoffquantität versehen sein müssen, versteht sich allerdings von selbst.

Es gibt noch viele Pilzsporen, ganze Kategorien, von welchen noch keine Keimung beobachtet worden ist. Ganz abgesehen von den in dem morphologischen Theile (S. 259) besprochenen Spermatien seien hier nur beispielsweise genannt die Basidiosporen der meisten Gastromyceten (Phalloideen, Lycoperdaceen, Hymenogastreen), die Ascosporen von Tuber, Elaphomyces und verwandten Genera — Organe, welche im Gegensatz zu mehr oder minder zweifelhaften Spermatien leicht keimenden verwandter Formen ganz sicher homolog sind. Aehnliches gilt von den Zygosporen des Mucor stolonifer, der Mortierella Rostafinskii Brefeld's. Auch von Agaricus campestris z. B. liegt keine sichere Keimungsbeobachtung vor[1]. Die Fälle dieser Art haben sich im Laufe der Zeit successive vermindert, je mehr man erkannte, dass die Keimungsbedingungen resp. Anpassungen von Species zu Species wechseln können und je mehr man lernte, dieselben für die Einzelfälle herzustellen. Das ist bei der Beurtheilung erfolgloser Keimversuche zu beachten und von ferneren Untersuchungen mancher bisher unerreichte Erfolg zu erwarten. Auf der anderen Seite sind allerdings auch Erscheinungen wie die S. 357 für Sphaerobolus hervorgehobenen zu berücksichtigen.

Dass hier auch Anpassungen vorkommen können, welche von den gewöhnlichen, nach welchen die Anschauungen gebildet zu werden pflegen erheblich abweichen, zeigen die von Wolff[2] näher studirten Perithecien von Erysiphe. Diese gelangen am Ende der Vegetationsperiode zur Reife, d. h. Lostrennung von dem Nährboden. In ihrem Innern sind alsdann die Asci gebildet, bei den meisten Arten in diesen auch die Sporen angelegt, bei manchen Arten (E. graminis, E. Galeopsidis) aber noch keine Sporen gebildet. In dem angegebenen Reifezustand tritt das Perithecium in den Zustand der Winterruhe. Nach Ueberdauerung dieses erfolgt, wenn das Perithecium in Wasser kommt, bei E. graminis und Galeopsidis die Anlegung und Reifung der Sporen, bei anderen Arten letztere allein (z. B. E. communis), dann sofort die Entleerung der Sporen aus dem durch Quellung seines Gesammtinhalts platzenden Perithecium und die Keimung der Sporen selbst. Hier

---

1) Vgl. Nylander, Flora, 1863, p. 307.
2) l. c. Vgl. oben, S. 81 und 219.

überwintert also, und zwar wie die Detailuntersuchung lehrt, mit Reservestoffen für die Ausbildung der Sporen versehen, das »reife« Perithecium, die Reifung und das Keimfähigwerden der Sporen, auch der scheinbar und nach früheren Meinungen schon vor der Ueberwinterung reifen Sporen in ihm findet aber in Wirklichkeit erst nach der Ueberwinterung statt. Im Gegensatz hierzu bilden die meisten anderen Perithecien und homologen Sporenfrüchte reife keimfähige Sporen entweder ohne vorher in einen Ruhezustand zu treten, oder sie thun letzteres vor Anlegung der Asci, in sclerotium- oder xylomaartiger Form. Ob übrigens nicht selbst in der Gattung Erysiphe die erstere, ruhestandlose Lebenseinrichtung vorkommt, bleibt zu untersuchen. Tulasne's Angaben (Carpol. I) für E. guttata scheinen darauf hinzuweisen.

Capitel VII. Vegetationserscheinungen.

1. Allgemeine Bedingungen und Erscheinungen.

§ 97. Die Pilze stimmen in ihrer Organisation und ihrer stofflichen Zusammensetzung mit den übrigen Pflanzen in den Hauptzügen überein, es ist daher von vornherein anzunehmen und durch die Erfahrung bestätigt, dass die allgemeinsten Vegetationsbedingungen für sie dieselben sind wie für jene, dass sie also, allgemein ausgedrückt, in derselben Weise abhängig sind von Licht, Wärme, Schwerkraft, chemischen Eigenschaften ihrer Umgebung und dass wiederum jeder Einzelne, nach seiner besonderen Organisation in besonderer Form zu reagiren vermag auf die von diesen Agentien ausgeübten Reize.

Ueber die bei Pilzen beobachteten Erscheinungen der Beeinflussung des Wachsthums durch Lichtstrahlen, der Etiolirung, des Geotropismus, Heliotropismus, Hydrotropismus, Thermotropismus vgl. die Darstellungen in Pfeffer's Physiologie und die dortigen Litteraturnachweisungen. Ferner: Wortmann, Bot. Zeitg. 1881 p. 368 und 1883 p. 462. Van Tieghem, Bull. Soc. bot. de France, 11. Févr. 1876; Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. IV. p. 364. Traité de Botanique, p. 116, 301. Molisch, Bot. Zeitg. 1883, p. 607.

Für die Beurtheilung der vorkommenden Erscheinungen ist die Beachtung des Einflusses der Temperatur auf Vegetation und Wachsthum der Pilze mindestens ebenso nöthig, als jene der Keimungstemperaturen, von denen oben die Rede war. Es gelten auch hier die für Pflanzen überhaupt festgestellten Regeln. Jeder vegetative (und fructificative) Process hat für jede Species bestimmte Temperaturgrenzen und bestimmtes Optimum. In Wiesner's oben (S. 375) citirter Versuchsreihe lag, unter sonst gleichen Bedingungen, für Penicillium glaucum das Optimum des Mycelwachsthums um 26° C, jenes der Gonidienbildung, gleich dem Keimungsoptimum, um 22°. Viele in unseren temperirten Zonen einheimische Pilze mögen ähnliche Temperaturbedürfnisse zeigen wie Penicillium. Von Species zu Species aber auftretende Differenzen werden schon dadurch angedeutet, dass z. B. das spontane Auftreten mancher Schimmelformen in geschlossenen Localen caeteris paribus in die heisseste Jahreszeit fällt, und sonst so gut wie ganz fehlt. Ich beobachte dies z. B. seit

Jahren mit Aspergillus clavatus Desm. Nach Siebenmann's[1]) allerdings noch zu prüfenden Angaben gedeiht Eurotium repens bei 10—15⁰ gut, bei 25⁰ verschwindet es. E. Aspergillus glaucus soll sich ähnlich verhalten, Asp. albus und ochraceus bei 15—25⁰ gedeihen, bei höheren Temperaturgraden nicht mehr recht. Für Asp. niger dagegen fand Raulin[2]) caeteris paribus das Optimum der Mycel- und Gonidienbildung bei 34⁰ und für Asp. fumigatus liegt es nach Lichtheim[3]) bei 37—40⁰. Diese Angaben enthalten wenigstens brauchbare Andeutungen. Mit Ausnahme der beiden letzten sind sie allerdings schon darum unzulänglich, weil über die Qualität des Substrats und über etwaige Mitbewerber nichts Genaues ausgesagt ist.

Die Ueberschreitung der Grenzen der Vegetationstemperaturen führt zunächst, wie überall sonst, zur Kälte- resp. Wärmestarre bei Erhaltung der Lebensfähigkeit. Unbeschadet der individuellen und specifischen Verschiedenheiten in der Widerstandsfähigkeit wird angenommen werden dürfen, dass für die meisten Pilze im Zustande der Vegetation der obere Tödtungspunkt wie für andere Pflanzen um 50⁰ C. liegen wird, im ruhenden, wasserarmen Zustand, wie bei Sporen, eventuell höher. Andererseits lehrt die tägliche Erfahrung, dass viele in Vegetation begriffene Pilze starken Frost überdauern. An die extreme Resistenz von Saccharomyces, welche oben schon erwähnt wurde (S. 372), ist hier zu erinnern.

Auch die Dauer der Einwirkung der extremen Temperaturen ist selbstverständlich überall zu berücksichtigen.

§ 98. Wie die chemische Analyse und die Untersuchung der Organisation lehrt, haben die Pilze das gleiche Nahrungsbedürfniss wie andere Pflanzen; wie diese können sie ihre Nährstoffe nur in flüssigem oder in gasförmigem Aggregatzustand aufnehmen. Der allgemeine Unterschied ihres Ernährungsprocesses von jenem der Chlorophyll und analoge Körper enthaltenden Vegetation besteht in der durch den Chlorophyllmangel angezeigten Unfähigkeit, Kohlensäure zu assimiliren. Ihr Kohlenstoffbedarf muss gedeckt werden durch Aufnahme bereits anderswo gebildeter organischer Kohlenstoffverbindungen, wie der jedes chlorophyllfreien Organismus oder Theiles eines solchen.

Nach Versuchen, welche mit Schimmelpilzen und Saccharomyceten in künstlichen Nährlösungen angestellt wurden, kann, wenn nur der Kohlenstoff in organischer Verbindung, z. B. Zucker gereicht wird, der Stickstoff in anorganischen Verbindungen gedeihlich aufgenommen und verarbeitet werden; und zwar in Form sowohl von Ammoniakverbindungen, als Nitraten von Schimmelpilzen wie Penicillium, Mucor racemosus, Aspergillus niger (Pasteur, Fitz, Raulin), während für die Hefe-Saccharomyceten Ammoniak eine gute, Salpetersäure eine sehr schlechte Stickstoffquelle sind (Mayer, Nägeli)[4]). Bei

---

1) Die Fadenpilze Aspergillus etc. u. ihre Beziehungen zur Otomycosis. Wiesbaden 1883, p. 24.

2) Ann. sc. nat. 5. Sér. XI, p. 208.

3) l. c. vgl. S. 375.

4) Vgl. die Uebersicht u. Litteratur in Pfeffer, Physiol. I. 242. Dazu besonders auch Nägeli, Ernährung d. niedern Pilze (Untersuchungen etc. 1882, 1, und Sitzungsber. der Münchener Acad. Juli 1879). Raulin, Ann. sc. nat. 5. Sér. 11, 220 (1869).

denselben Pilzen kann ferner sowohl der Kohlenstoffbedarf als auch der Stickstoffbedarf durch aufnehmbare organische Verbindungen gedeckt werden; die einen ernähren besser, andere weniger gut, andere gar nicht. Nach Nägeli ernähren bei Zutritt von Sauerstoff fast alle Kohlenstoffverbindungen, sofern sie in Wasser löslich und nicht allzu giftig sind. Eine Ausnahme aber machen (ausser CO_2 und Cyan) Harnstoff, Ameisensäure, Oxalsäure, Oxamid (Nägeli). Als Stickstoffquelle kann eine grosse Reihe von Verbindungen dienen, falls dieselben löslich sind, resp. von dem Pilze in Lösung übergeführt werden können. Freier Stickstoff und Cyan als solches sind nicht ernährungstüchtig. Von den stickstoffhaltigen können die einen zugleich als N- und C-quelle dienen, andere, wie Oxamid und Harnstoff nur als N-quelle. Penicillium wächst nach Nägeli am besten in einer Nährlösung von Eiweiss (Pepton) und Zucker; sodann in folgenden, nach ihrer Nährtüchtigkeit in absteigender Folge geordneten Lösungen: 1. Leucin und Zucker, 2. Weinsaures Ammoniak oder Salmiak und Zucker. 3. Eiweiss (Pepton). 4. Leucin. 5. Weinsaures Ammoniak, bernsteinsaures Ammoniak, Asparagin. 6. Essigsaures Ammoniak.

Bezüglich der Aschenbestandtheile gelten bei den Pilzen im Wesentlichen die gleichen Bedürfnisse wie bei den übrigen Pflanzen, nach Nägeli (Unters. l. c. S. 52) mit der Einschränkung, dass sie bezüglich der Auswahl relativ geringe Ansprüche machen.

Ausser dem Gehalt an verwendbaren Nährstoffen ist die chemische Beschaffenheit des Substrats noch weiter von Wichtigkeit, wie schon oben, bei Darstellung der Keimungsbedingungen angedeutet wurde. Schon Dutrochet[1] fand, dass für die Entwickelung von Schimmelpilzen in Flüssigkeiten die saure oder alkalische Reaction dieser von Einfluss ist und die seit Anfang der sechziger Jahre ausgeführten neueren Untersuchungen haben für die in Rede stehenden Gewächse wichtige specifische Differenzen nachgewiesen. Die gewöhnlichen Schimmelpilze gedeihen in Nährlösungen, welche bis zu gewissem Grade sauer sind, weniger oder nicht in neutralen oder schwach alkalischen Flüssigkeiten; die Schizomyceten (vgl. unten, Cap. XI) verhalten sich durchschnittlich umgekehrt. Manche Basidiomyceten werden durch Spuren von Säure in der Entwickelung gehindert[2]. Von Species zu Species wechselnde Differenzen und Abstufungen finden sich innerhalb dieser Durchschnittserfahrungen.

Ausser der chemischen Qualität der Nährstoffe kommen bestimmte physikalische Zustände derselben jedenfalls in Betracht. Das wird schon angedeutet durch die Unterschiede in dem Gedeihen, welche sich nach der verschiedenen Concentration gleicher und guter Nährlösungen herausstellen[3]. Für manche Fälle, zumal unter den Schmarotzern, mögen noch weitere Abhängigkeiten, z. B. von Cohäsion, Imbibitionszuständen hinzu kommen.

Dass neben dem Ernährungsprocess auch an der vegetirenden Pilzzelle der Respirationsprocess, als freie Sauerstoffathmung, oder als intramoleculare Respiration stattfindet, ist, nach den allgemein gültigen physiologischen Gesetzen selbstverständlich.

---

1) Ann. sc. nat 2. Sér. I, p. 30.

2) Brefeld, Schimmelpilze IV, p. 7.

3) Vgl. besonders Raulin, l. c. p. 275.

Indem nun die Pilze dem Substrat einerseits Nährmaterial entnehmen, indem sie andererseits mittelst ihrer Respirationsprozesse Gährungen, oder vollständige und unvollständige Verbrennung der Substrate bewirken, müssen sie schon hierdurch chemische Veränderungen in den jeweils bewohnten organischen Körpern hervorrufen. Dazu kommt in zahlreichen Fällen die Ausscheidung unorganisirter, specifisch wirkender Fermente. Saccharomyces-Arten, Penicillium und Aspergillus niger, — nicht aber die in Traubenzuckerlösung Alkoholgährung erregenden Mucorinen[1]) scheiden das den Rohrzucker in Dextrose und Laevulose spaltende Invertin ab. Die Mycelfäden vieler Pilze, die Keimschläuche vieler pflanzenbewohnender Schmarotzer wachsen in derbe, auch in verholzte oder cuticularisirte Cellulosemembranen, auch in Stärkekörner, sie bohren in diese Theile Canäle, die von Hartig[2]) studirten Holzverderber können dann weitgehende Zerstörungen hervorrufen.

Von Trametes radiciperda, Pini wird z. B. nach Hartig im Holze der Kiefer zuerst das Lignin aus den Tracheidenwänden, dann auch die Cellulose dieser, endlich die Mittellamelle in Lösung gebracht. Analoge Wirkungen weisen die anderen holzzerstörenden Hymenomyceten auf. Die Hyphen der Cordyceps breiten sich weit aus in dem dicken Chitinpanzer von Insektenlarven. Alle diese Erscheinungen weisen mit Bestimmtheit hin auf die Ausscheidung von Lösungsmitteln, und diese können kaum anders als in Form von Fermenten gedacht werden.

Man hat in den letzten Decennien eine überaus grosse und mannichfache Reihe von Erscheinungen kennen gelernt, und diesen entsprechend mannichfache specifische Anpassungen zwischen Pilzen und ihren Substraten. Diese letzten, also die beobachteten Lebensgewohnheiten der Pilze und ihre Einwirkungen auf die von ihnen bewohnten Körper sollen hier noch etwas näher betrachtet werden. Bezüglich der speziell chemischen Fragen ist auf die Litteratur der Gährungschemie, bezüglich mancher sich stellenden Fragen über Krankheitsätiologie auf die pathologische Litteratur von vorn herein zu verweisen.

2. Ernährungs-Adaptation.

§ 99. Nach der Ernährungs-Adaptation unterscheidet man seit lange zwei Hauptkategorien. Die einen, Parasiten, Schmarotzer genannt, ernähren sich von lebenden Organismen, Pflanzen oder Thieren. Sie stehen zu diesen in einem Verhältniss des Zusammenlebens, der Symbiose. Die anderen, welche man seit 1866 Saprophyten nennt, d. h. Fäulnissbewohner, Bewohner in Zersetzung begriffener Körper, ernähren sich von nicht lebenden organischen Körpern. Beiderlei Anpassungsarten sind scharf von einander unterschieden,

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. I, 282. Béchamp, Cpt. rend. T. 36, p. 44 (1833). Gayon, Ibid. T. 86, p. 52.

2) Die Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berl. 1878. Lehrb. d. Baumkrankheiten, p. 78. Aeltere Litt.: Unger, Bot. Zeitg. 1847. Wiesner, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Bd. 49. Schacht, Monatsber. d. Berl. Acad. 1854, Lehrb. d. Anat. I, 160. Pringsheim's Jahrb. III, 442 etc.

bis auf die, hier nicht weiter in Betracht kommenden Fälle, wo Zweifel darüber entstehen können, ob ein Körper lebendig oder todt genannt werden soll. Beide Anpassungsarten vertheilen sich dagegen auf die verschiedenen Species in ungleicher, im einzelnen aufs mannichfaltigste variirter und abgestufter Weise. Als extreme Fälle sind zunächst zu unterscheiden Species von rein und streng saprophytischer und andere von streng parasitischer Lebensweise. Es gibt aber andere, welche zwischen diesen Extremen stehen. Einestheils nämlich solche, die ihre volle Speciesentwickelung als Saprophyten nicht nur durchmachen können, sondern dies im normalen Verlauf der Dinge thatsächlich thun, die aber andererseits auch ihren Entwickelungsgang vollständig oder zum Theil als Parasiten durchzumachen vermögen. Man kann diese Arten mit van Tieghem facultative Parasiten nennen. Anderntheils gibt es Arten welche nach der bestehenden Erfahrung der Regel nach ihren Entwickelungsgang in parasitischer Lebensweise vollständig durchmachen, welche aber auch die Fähigkeit haben, wenigstens in bestimmten Stadien saprophytisch zu vegetiren. Man kann solche Arten als facultative Saprophyten unterscheiden. Soweit man sie sicher und vollständig kennt, ist für sie die parasitische Lebensweise zur Erreichung der Entwickelungsvollständigkeit immer unerlässlich. Nimmt man auf letzteren Umstand Rücksicht, so ergibt sich nach der Lebenseinrichtung die Gesammteintheilung in 1. Reine Saprophyten. 2. Facultative Parasiten. 3. Obligate, d. h. zur Erreichung ihres vollen Entwickelungsganges auf den Parasitismus angewiesene Parasiten. Letztere sondern sich dann wieder in *a*) streng obligate Parasiten, d. h. erfahrungsgemäss nur parasitisch wachsende, und *b*) facultative Saprophyten. Unter der Rubrik 2, dürften die meisten Arten sich in beiderlei Lebensweise vollkommen entwickeln können. Ob es zwischen ihnen und 3 *b*) insofern Uebergänge gibt, als etwa bei manchen Arten der Parasitismus Regel, ausnahmsweise aber doch volle Entwickelung in saprophytischer Lebensweise möglich wäre, ist zur Zeit zweifelhaft, übrigens angesichts der sonstigen reichen Abstufungen nicht unwahrscheinlich.

Diesen Abstufungen gegenüber kann die vorstehende Eintheilung nichts sein, als ein Rahmen, wie man ihn haben muss um die Erscheinungen übersichtlich darzustellen. Es möge auch nochmals ausdrücklich hinzugefügt werden, dass sie sich bezieht auf die ermittelten Anpassungen und Einrichtungen welche im natürlichen, wie man zu sagen pflegt spontanen Verlauf der Dinge thatsächlich Geltung haben. Die Existenzmöglichkeiten einer Species können über jene Anpassungen hinausgehen. Man kann eventuell künstliche Bedingungen herstellen unter denen speciell z. B. die Ausbildung eines spontan streng parasitischen Pilzes auf nicht parasitischem Wege auch erfolgt, so gut wie man normale Bohnen- oder Maispflanzen in Wasserkultur zu erziehen vermag. Man kann sich für alle Fälle die Möglichkeit hiervon vorstellen; auch für viel schwierigere als die in diesem Buche überhaupt in Frage kommenden, wie Trichinen und Bandwürmer. Es ist auch ausser aller Discussion, dass Culturen unter solch künstlichen Bedingungen für das Verständniss der Erscheinungen den grössten Werth haben können. In wieweit aber ein experimentell hergestellter Zustand unter den spontanen Verhältnissen wirklich eintritt, ist dann

Gegenstand besonderer Frage und Untersuchung und die beobachtete Thatsache wird durch einen experimentellen Erfolg hier so wenig geändert wie in dem angeführten Beispiel der in Wassercultur gedeihenden Landpflanzen.

2. Saprophyten.

§ 100. Saprophyten sind nach den vorliegenden Kenntnissen die überwiegende Mehrzahl der Pilze, wie schon aus Capitel V ersichtlich ist.

Besondere Lebenseinrichtungen und Anpassungen dieser Arten sind zur Zeit wenig genau bekannt, dürften sich aber reichlich finden lassen für alle jene zahlreichen Fälle welche die descriptive Litteratur nachweist, wo eine bestimmte Pilzspecies thatsächlich immer auf ganz bestimmtem, man kann sagen specifischem Substrat gefunden wird. Andeutungen hierfür, auf welche oben (S. 376) schon aufmerksam gemacht wurde, liefern z. B. jene Pilze, welche Dejecta warmblütiger Thiere, Mist, Gewölle etc. bewohnen.

Wie Coemans [1]) zuerst für Pilobolus nachwies, gelangen die Sporen dieser Gewächse von ihren regulären Ursprungsorten aus leicht auf das Futter des Thieres, finden die Keimungsbedingungen in dem Darm, und vollenden die hier begonnene Entwickelung auf resp. in den entleerten Dejecten. Dass andere Wege als dieser wenigstens für viele Mistbewohner (Mucor, Pilobolus, Sordaria, Coprinus spec.) nicht ausgeschlossen sind, zeigen die leicht auszuführenden Culturversuche.

Pasteur[2]) und E. Hansen[3]) haben Beobachtungen gemacht, aus welchen sich eigenartige, aber noch nicht ganz verständliche Lebenseinrichtungen spontaner, Alkoholgährung verursachender Saccharomyceten ergeben. Nach des letztgenannten Autors sorgfältiger Untersuchung erscheint S. apiculatus im Freien auf den zuckerhaltigen Obstfrüchten, sobald sie reif sind; er findet auf ihnen, besonders wenn sie Risse haben, Nahrung und wächst. Vor der Reife, auf der noch grünen Frucht ist er nicht vorhanden oder nur in seltenen Ausnahmefällen, und wenn er auf früh reifenden Früchten, z. B. Johannis- oder Stachelbeeren oder Kirschen erschienen ist, fehlt er auf den spät reifenden anderen, wie Pflaumen, Weintrauben, so lange sie noch grün sind. In der Zwischenzeit zwischen den Reifezeiten des Obstes, auch im Winter, findet man ihn, und zwar entwickelungsfähig, in dem Erdboden unter den Gewächsen, deren reife Frucht er bewohnt, wiederum aber nur sehr ausnahmsweise an anderen Orten. Distincte Sporen sind von dieser Species nicht bekannt, sondern nur die vegetative, die Sprosspilzform. Die thatsächliche Lebensgeschichte dieses Pilzes ist hiernach sehr einfach; wie er mit oder von den reifen Früchten, durch Wind und Regen auf den Boden, und von diesem mit Staub wieder auf die Früchte gelangt, ist auch ohne weiteres verständlich und das Ueberwintern im Boden in keiner Weise auffallend. Warum er aber auf der noch grünen Frucht und anderwärts so selten oder gar nicht gefunden wird, ist

1) Monogr. d. Pilobolus. Vgl. S. 170.
2) Etudes sur la bière, zumal p. 155 ff.
3) Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, I. Résumé français p. 159.

noch aufzuklären. Pasteur hatte schon früher (l. c.) gezeigt, dass an Weinbeeren und ihren Stielen zur Erntezeit Gährung erregende Saccharomyceszellen, deren einzelne Formen oder Species er dabei minder scharf unterscheidet, reichlich gefunden werden, während sie später, an überwinterten Weintrauben und an jungen Trauben im Sommer, selten oder gar nicht vorhanden, d. h. die etwa übriggebliebenen wenigstens entwickelungunsfähig geworden sind.

Nach ihrer Wirkung auf das Substrat sind von den saprophytischen Pilzen wenige als specifische Gährungsorganismen bekannt. Mehrere Species der Saccharomyces-Gattung sind die Hefepilze der Alkoholgährung.

Ihnen schliessen sich mit qualitativ ähnlicher Gährwirkung Mucorspecies an. Die Gährtüchtigkeit ist wie schon S. 293 hervorgehoben wurde eine specifische Eigenthümlichkeit, nicht an bestimmte Wuchsform beliebiger Species, also z. B. die Sprosspilzform allgemein gebunden. Unter den Saccharomyceten fehlt sie dem Kahmpilz, S. Mycoderma oder mesentericus, und vielleicht noch anderen, bei den gährungserregenden ist sie unter sonst gleichen Verhältnissen nach Species verschieden. Unter den Mucorinen vergährt M. racemosus, M. circinelloides, spinosus den Zucker ziemlich energisch, M. Mucedo wenig, M. stolonifer kaum mehr[1]).

Van Tieghem[2]) zeigte, dass das in Tanninlösung vegetirende Mycelium von Penicillium und von Aspergillus niger das Tannin in Gallussäure und Glycose spaltet.

Von den Ferment-Ausscheidungen war schon S. 381 die Rede. Es ist so gut wie sicher, dass fernere Untersuchungen noch weitere Fermentwirkungen saprophytischer Pilze ergeben werden.

Von den meisten untersuchten Saprophyten weiss man, dass ihr Vegetationsprocess als Endresultat eine Verbrennung des organischen Substrats liefert. Auch Penicillium und Asp. niger verbrennen das Tannin, wenn sie auf der Oberfläche der Lösung bei unbegrenzter Sauerstoffzufuhr vegetiren.

4. Parasiten.

§ 101. Von den chemisch physiologischen Processen in dem Leben der parasitischen Pilze weiss man wenig genaues, weil die präcise Untersuchung hier, wegen des symbiotischen Verhältnisses, auf grosse Complicationen und Schwierigkeiten stösst.

Dagegen tritt hier eine überaus grosse und mannichfaltige Reihe von zum Theil sehr in die Augen fallenden Erscheinungen einseitiger oder gegenseitiger Anpassung auf, zwischen dem parasitischen Pilze und dem lebenden Organismus von welchem er sich ernährt. Die Betrachtung dieser Erscheinungen hat zunächst auszugehen von folgenden allgemeinen Erfahrungen.

Die Pflanze oder das Thier, von welchem ein Schmarotzer lebt, wird sein Wirth, Ernährer, Nährpflanze, Nährthier genannt. Jede Parasitenspecies lebt

---

1) Brefeld, Ueber Gährung, vgl. S. 170. Gayon, Cpt. rend. T. 86 (1878) p. 52. Ann. Chim. et Phys. Bd. XIV, 1878, p. 258.

2) Ann. sc. nat. 5. Sér. T. VIII, p. 210 (1867).

von bestimmten Wirthspecies und hat in der Wahl dieser einen nach den einzelnen Arten verschieden weiten Spielraum. Manche Parasiten sind nur auf einer einzigen Wirthspecies bekannt, z. B. Peronospora Radii auf Pyrethrum inodorum, Uromyces tuberculatus auf Euphorbia exigua, Cystopus Portulacae, Rhytisma Andromedae, Triphragmium Ulmariae und echinatum, und viele andere pflanzenbewohnende Parasiten; von Thierbewohnern Laboulbenia Baeri nur auf der Stubenfliege. Sehr viele Arten haben einen grösseren oder kleineren Kreis nahe verwandter Wirthspecies, in welchen sie gedeihen; so eine Menge Uredineen, Ustilagineen, Peronosporeen, die Gräser bewohnenden Epichloe typhina, Claviceps purpurea; Cordyceps militaris wächst in Insecten verschiedener Ordnungen, vorzugsweise Lepidopteren, C. cinerea soweit bekannt nur in Carabus-Arten, andere Species nur in Wespen, u. s. f. Manche Arten machen innerhalb des näheren Verwandtschaftskreises ihrer Wirthe einzelne specifische Ausnahmen, oder über denselben hinaus gelegentliche Sprünge; so konnte ich die gewöhnlich Cirsium arvense und Centaurea Cyanus bewohnende Puccinia suaveolens auf Taraxacum, nicht aber auf Tragopogon übertragen; die gewöhnlich auf Solanaceen eingeschränkte Phytophthora infestans geht hie und da ausnahmsweise auf Scrophularineen (Anthocercis viscosa, Schizanthus Grahami) über, die Peronospora parasitica der Cruciferen auf Reseda luteola.

Diese exceptionelle Vielseitigkeit bildet den Uebergang zu der dritten Kategorie, nämlich solchen Parasiten, welche Pflanzen oder Thiere der verschiedensten Verwandtschaftskreise, unterschiedslos oder mit specifischen Bevorzugungen befallen. Von Pflanzenbewohnern seien hierfür beispielweise genannt Erysiphe-Arten, wie E. guttata, welche die Blätter von Corylus, Carpinus, Fagus, Betula, Fraxinus, Crataegus bewohnt; Phytophthora omnivora, die Fagus, Sempervivum, Oenothereen und andere Pflanzen, nicht aber Solanum tuberosum befällt[1]), Sclerotinia Sclerotiorum, welche in die heterogensten saftigen Pflanzentheile als Parasit eindringen kann. Um noch einige Fälle von Parasiten warmblütiger Thiere anzuführen, ist von den pathogenen Schimmelformen Lichtheim's Mucor rhizopodiformis für den Hund absolut gleichgültig, während er sich im Kaninchen mächtig entwickelt; Aspergillus fumigatus befällt beide Thierspecies — auf andere Thiere ist hier die Untersuchung nicht ausgedehnt. — Diese Beispiele mögen, unter Hinweis auf die descriptive und die pathologische Litteratur, hier genügen.

Es ist nach allen diesen Erfahrungen und Abstufungen vorauszusehen, dass auch Unterschiede vorkommen müssen in dem agressiven Verhalten eines Parasiten zu den verschiedenen Varietäten und Individuen einer Wirthspecies: umgekehrt ausgedrückt also in dem Verhalten, in der Prädisposition der Individuen für die Angriffe des Parasiten. Auch nach dieser Richtung finden sich thatsächlich alle möglichen Abstufungen. Einerseits gibt es Parasiten, welche, soweit die Erfahrung reicht, keinen Unterschied nach der bezeichneten Richtung machen, z. B. alle darauf untersuchten strengen Parasiten aus der Gattung Peronospora und der Uredineengruppe. Das andere Extrem wird repräsentirt

---

1) Bot. Zeitg. 1881, p. 595.

z. B. durch die Saprolegnien, welche Fische befallen, und durch die als facultative Parasiten Phanerogamen ergreifenden Sclerotinien und Pythien. Dieselben werden unten ausführlicher besprochen werden. Der physiologische Grund solcher Prädispositionen ist meist nicht ganz genau anzugeben; dass derselbe, allgemein ausgedrückt, in der stofflichen Beschaffenheit des Wirthes liegen und daher indirect von Ernährungsbedingungen abhängig sein muss, ist jedoch selbstverständlich. Bei genannten Pythien z. B. tritt deutlich hervor, wie die Wirthpflanze je nach ihrem relativen Wassergehalt für die Angriffe des Parasiten ungleiche Empfänglichkeit resp. Widerstandsfähigkeit besitzt[1]). — Allgemein muss zugegeben werden, dass eine Prädisposition für den Angriff eines Parasiten auch eventuell eine krankhafte sein kann; nämlich dann, wenn mit ihr gleichzeitig Abweichungen von dem Zustande verbunden sind, welchen man für die in Frage stehende Art erfahrungsgemäss den gesunden nennt. Dass aber auf der anderen Seite die Prädisposition für Parasitenangriffe nicht jedesmal einen für sich, also auch bei Nichtvorhandensein des Parasiten, krankhaften Zustand anzeigen muss, ist ebenfalls einleuchtend. Wie es sich in diesen Beziehungen verhält, kann nicht anders als von Fall zu Fall untersucht und entschieden werden.

Wie in dem morphologischen Theile durch viele Beispiele gezeigt ist, lebt der Parasit je nach dem Einzelfall entweder als Endophyt im Inneren der Organe, oft selbst der Zellen des Wirthes, oder aber als Epiphyt wenigstens zum grossen Theile auf dessen Aussenfläche. Rein epiphytische Lebensweise, bei welcher der Parasit dem Wirthe nur aussen aufsitzt resp. angewachsen ist, kommt, wenn man von den § 115 zu beschreibenden Flechtenpilzen absieht, relativ selten vor, doch sind dafür z. B. die Laboulbenien (S. 285), Melanospora parasitica[2]), vielleicht auch solche Chytridien zu nennen, von denen angegeben wird, dass sie dem Wirthe nur ansitzen. Andere Epiphyten, wie Erysiphe, Piptocephalis und Syncephalis treten ins Innere des Wirthes wenigstens durch eingetriebene Haustorien. Chaetocladium, mit seiner Anwachsung und der offenen Verschmelzung zwischen seinen Schläuchen und denen des als Wirth dienenden Mucor ist in keine der beiden Kategorien streng zu classificiren (vgl. S. 21). Für die im Hautgewebe höherer Thiere wuchernden Pilze kann die Bezeichnung nach Convention gewählt werden.

Nach dieser vorläufigen Orientirung sind die bezeichneten Anpassungserscheinungen nach den allgemeinen Hauptfragen zu betrachten: 1) wie der Angriff des Parasiten auf den Wirth, der erste Anfang also der Occupation erfolgt, 2) welchen Gang, nach erfolgter Occupation, das weitere Wachsthum des Parasiten nimmt und 3) welches die Reactionen des Wirthes auf die erfolgte Occupation und die Resultate der Wechselwirkung zwischen den beiden Symbionten sind.

Es liegt in der Natur des Gegenstandes, dass auch bei principieller Tren-

1) Bezüglich der Disposition von Pflanzen vergl. Sorauer, Landw. Versuchsstationen XXV (1880), p. 327, u. die Discussion Bot. Zeitg. 1882, p. 711 u. 818. Für parasitäre Thiererkrankungen sind die Dispositions- und Immunitätsfragen in der medicinischen Litteratur vielfach discutirt.

2) O. Kihlman, l. c. Vgl. S. 283.

nung der drei Fragen, die Beantwortung oft aus dem Gebiete der einen in das der anderen, zumal aus dem zweiten in das dritte übergreifen muss.

§ 102. Der Angriff des Parasiten auf den Wirth geschieht bei den Pilzen durch die Sporen oder durch die von diesen getriebenen Keimschläuche, resp. den aus letzteren erwachsenen Hyphen.

Erstere Erscheinung, dass also von der ungekeimten Spore der erste Angriff ausgeführt wird, beschränkt sich auf eine relativ geringe Anzahl epiphytischer Arten, welche in anderem Zusammenhang am Schlusse dieses Paragraphen Erwähnung finden werden, und auf bestimmte (facultativ parasitische und facultativ endophytische) Schimmelformen, nämlich die von Lichtheim studirten pathogenen Aspergillen und Mucor-Formen (M. rhizopodiformis und Mucor corymbifer)[1]. Diese Pilze kommen in inneren Organen warmblütiger Thiere dann zur Entwickelung, wenn ihre Sporen in die Blutbahn des Thieres und mit dem Blute an geeignete Orte gelangt sind; im spontanen Verlauf der Dinge werden daher immer Wundstellen, wenn auch minimaler Ausdehnung, die Angriffsorte für den endophytisch entwickelten Pilz sein. Thatsächlich kennt man diese Formen als eigentliche Endophyten nur nach künstlicher, meist wohl reichlicher Sporeninjection, spontan nur mehr epiphytisch, an den Wänden von aussen leicht zugänglicher Körperhöhlen (Ohr, Luftwege).

In den meisten Fällen beginnt die Spore des Parasiten die Austreibung eines Keimschlauchs unabhängig von dem Wirthe, sei es unter alleiniger Aufnahme von Wasser, sei es unter gleichzeitiger Aneignung ausserhalb des Wirthes producirter Nährstoffe. Kommen dann die Schläuche oder die aus ihnen erwachsenen Hyphen mit dem Wirthe in Berührung, so erfolgt das Ergreifen dieses in der für die Species characteristischen Weise. Der gewöhnlichste Fall ist hier der, dass die Spore durch irgend ein Verbreitungsmittel auf die Oberfläche eines Pflanzen- oder Thierkörpers gelangt, hier Keimschläuche treibt und diese dann eindringen. Parasiten, welche, wie Ancylistes Closterii, Polyphagus Euglenae gesellig lebende einzellige Organismen befallen, treiben von dem erstbefallenen Individuum aus Myceläste, welche neue Wirthindividuen und so ganze Heerden derselben nach und nach ergreifen können. Manche facultative Parasiten höherer Organismen, z. B. Sclerotinia, Agaricus melleus und andere der Baumverderber R. Hartig's, verhalten sich ähnlich, indem beliebige Hyphen oder Stränge des Mycels in neue Wirthindividuen einzudringen vermögen.

Der Act des Eindringens besteht darin, dass der Keimschlauch oder Mycelast entweder durch eine natürliche Oeffnung des Wirthes ins Innere dieses wächst, oder sich durch die festen Membranen der Körperoberfläche einbohrt. Je nach Species und Sporenart findet der eine oder der andere dieser Modi, selten beide promiscue statt.

Für den ersteren sind von pflanzenbewohnenden Endophyten zahlreiche Formen zu nennen, bei welchen die Keimschläuche nur in die Spaltöffnungen hinein wachsen. Sämmtliche Uredo- und Aecidiumsporen der Uredineen z. B. keimen auf der feuchten Epidermis phanerogamer Pflanzen. Der

1) Lichtheim, l. c. (Vgl. S. 375) und Zeitschr. f. klin. Medicin, Bd. VII, Heft 2.

gekrümmte Keimschlauch wächst über die Epidermis hin; wenn seine Spitze eine Spaltöffnung trifft, senkt sie sich in diese ein, meistens nachdem sie vorher ausserhalb derselben blasig angeschwollen war und tritt in den darunter liegenden Luftraum. Hier nimmt sie rasch an Umfang zu, alles Protoplasma des Keimschlauches wandert in sie ein, dieser stirbt, soweit er sich ausserhalb befindet, sammt der Sporenmembran ab. Das eingetretene Ende des Keimschlauches kann dann sofort Zweige treiben, welche sich zu Myceliumfäden entwickeln (Fig. 163). Die in Rede stehenden Keimschläuche treten in die Stomata jeder beliebigen phanerogamen Pflanze ein, um sich jedoch nur in den bestimmten Nährspecies des Parasiten weiter zu entwickeln, in allen anderen dagegen noch innerhalb des subepidermalen Luftraumes abzusterben. Aehnlich verhalten sich die kurzen Keime der Sporidien von Leptopuccinia Dianthi DC. Keimt eine Sporidie derselben in der Nähe einer Spaltöffnung der Nährpflanze, so richtet sich ihr Keimschlauch nach dieser hin, tritt ein und wächst zum Mycelium heran. Findet die Keimung, die in feuchter Luft überall leicht geschieht, an irgend einem anderen Orte statt, so richten sich die Schläuche ordnungslos nach allen Seiten und gehen nach kurzem Längenwachsthum zu Grunde. Der Eintritt durch die Spaltöffnungen erfolgt ferner bei Entyloma-Arten[1]), Kühn's Polydesmus exitiosus[2]). Weitere Beispiele sind in der pathologischen Litteratur zu finden.

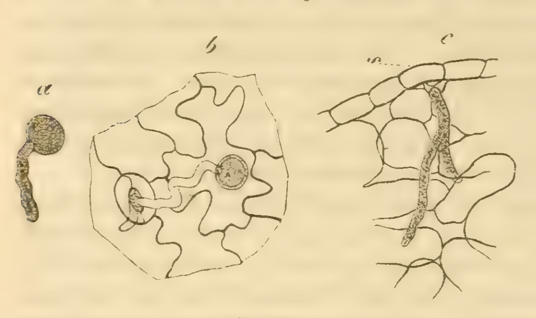


Fig 163.

Von thierbewohnenden Endophyten nenne ich hier die Keimschläuche der Luftgonidien von Cordyceps militaris (»Isaria farinosa«), welche ich nur in die Stigmen der Raupen eintreten sah, auf welchen sie sich aus der keimenden Spore entwickelt haben[3]), eine Beobachtung, welche übrigens der Revision bedarf.

Der andere Modus, die Einbohrung der Keimschläuche oder Hyphen durch die festen Membranen des intacten Wirthes, ist wohl der verbreitetere. Er kommt zunächst selbstverständlich allen Endophyten einzelliger Organismen zu. Von Bewohnern höherer Pflanzen sind als Beispiele zu nennen alle Spori-

Fig. 163. Uromyces appendiculatus, Uredosporen. *a* auf Wasser keimend. *b* Auf der Epidermis von Faba vulgaris gekeimt, Keimschlauch in eine Spaltöffnung eingetreten. *c* Keimschlauch durch die Spaltöffnung *s* in das Blattparenchym von Faba eingetreten und hier verzweigt. *c* ist ein Stück eines Querschnitts durch ein Faba-Blatt; die Sporenmembran nebst dem aussen befindlichen Stück des Keimschlauchs sind nicht sichtbar. Vergr. 195.

1) Bot. Ztg. 1874, p. 93, 103.
2) Krankh. d. Culturgewächse p. 152.
3) Bot. Zeitg. 1869, p. 590.

dienkeime von Uredineen mit der erwähnten Ausnahme der Leptopuccinia Dianthi. Sodann die Keimschläuche der meisten Peronosporeen, Ustilagineen[1]), von Polystigma rubrum[2]), welchen sich wohl viele andere Pyreno- und Discomyceten anschliessen werden, wohl auch Claviceps, die facultativ parasitischen Sclerotinien (vgl. § 108).

Für die genannten Bewohner höherer Gewächse ist besonders hervorzuheben dass die Keimschläuche n i e in eine Spaltöffnung eintreten. Selbst wenn die Spore auf oder neben einer solchen liegt, bohrt sich der Keimschlauch entweder in eine Schliesszelle ein, oder er wächst über die Spalte hinweg, um in die Wand einer benachbarten Zelle einzudringen.

Von den Thierbewohnern gehören hierher die meisten Keime der insectentödtenden Cordyceps, Botrytis Bassii, Entomophthoreen, deren Keimschläuche sich durch die Chitinhaut des Wirthkörpers bohren, und in der dicken Chitinhaut grösserer Raupen schon ihre Verzweigungen beginnen können.

Beiderlei Modus zeigen einige pflanzenbewohnenden Parasiten, insofern die nämlichen Keimschläuche sowohl in Stomata als auch durch die Membran der Epidermiszellen eindringen, z.B. Peronospora parasitica, Phytophthora infestans, Exobasidium Vaccinii[3]); auch Arten von der Lebensweise der Sclerotinien werden durch Stomata eintreten können.

Endlich gibt es eine Anzahl Parasiten, deren Keimschläuche und Hyphen in Holzgewächse nicht durch die intacte Oberfläche sondern nur von Wundstellen aus eindringen, hier entweder zunächst in offene Hohlräume, z. B. verletzte Gefässe (Nectria cinnabarina) eintretend oder die Zellmembranen durchbohrend. So z. B. die meisten von Hartig studirten baumverderbenden Hymenomyceten, Peziza Willkommii und die Baumparasiten aus der Gattung Nectria. Vgl. unten § 108.

Von dieser, die Hauptregel bildenden Erscheinungsreihe kommen nach zwei Richtungen Abweichungen vor, welche jedoch mit ihr durch Uebergänge verbunden sind. Die eine betrifft meist intracellular vegetirende Endophyten, und besteht im extremen Falle darin, dass Keimung unabhängig vom Wirth überhaupt nicht erfolgt, sondern nur dann, wenn die keimfähige Spore auf die geeignete Wirthoberfläche gelangt ist. Sie treibt in diesem Falle sofort an der Berührungsstelle einen sich direct in die Membran einbohrenden Keimschlauch; andernfalls geht sie ohne Keimung zu Grunde. So besonders viele ganz oder theilweise intracellular vegetirende Chytridieen, zumal Synchytrium; Completoria[4]), auch, soweit die Untersuchungen reichen, Protomyces macrosporus. Manche Chytridieen und Pythien zeigen bezüglich des Eindringens normaler Weise das gleiche Verhalten, vermögen aber auch ohne Berührung mit der Wirthoberfläche kleine, bald absterbende Keimschläuche zu treiben. Ein hier sich anschliessendes ganz eigenthümliches Verhalten zeigen

---

1) Wolff, vgl. oben S. 200. Kühn, Sitzgbr. d. Naturf. Ges. Halle. 24. Jan. 1876.

2) Fisch, Bot. Zeitg. 1882, p. 851.

3) Woronin, l. c. vgl. S. 367.

4) Leitgeb, l. c. Vgl. S. 170.

die Schwärmsporen von Cystopus und Peronospora nivea (Umbelliferarum). Sie treiben im Wasser schnell absterbende Keimschläuche. In Wassertropfen auf der Oberfläche ihrer Nährpflanzen kommen sie vorzugsweise auf oder dicht neben den Stomata letzterer zur Ruhe und treiben ihre Keimschläuche in diese hinein um dann weiter zu wachsen.

Die andere Abweichung von der Hauptregel betrifft solche pflanzenbewohnende Epiphyten, welche zwar ihr Hauptwachsthum ausserhalb des Wirthes zeitlebens fortsetzen, aber in die Zellen desselben Haustorien eintreiben. Die Sporen bilden hier unabhängig vom Wirthe Keimschläuche, diese bohren aber, wenn sie auf eine Wirthzelle treffen, an der Berührungsfläche mit derselben, durch ihre Wand, eigenartig gestaltete Zweige, welche sich zu den Haustorien entwickeln. Bei den mehr oder weniger facultativ epiphytischen Mucorinen (Piptocephalis, Syncephalis etc.) kann das vom Wirth unabhängige Wachsthum, bei hinreichender Nährstoffzufuhr bis zur ausgiebigen Mycel- und Gonidienbildung fortschreiten. Die Keimschläuche der Erysiphen [1]) treiben nach kurzem Längenwachsthum sofort ein Haustorium in eine Epidermiszelle der Wirthpflanze und wachsen dann, von ihm aus ernährt, zu Mycelfäden heran, welche succesiv neue dem ersten gleiche Haustorien bilden. Fehlt dem jungen Keimschlauch die geeignete Wirthepidermis, so stirbt er nach kurzer Streckung ab.

Der sichtbare Process der Einbohrung selbst besteht gewöhnlich darin, dass der Keimschlauch — nach meist kurzem Verlaufe in beliebiger anderer Richtung — sein Ende gegen die zu durchbohrende Membran krümmt, auf diese aufstemmt, und dann quer oder schräg hindurchwächst. Er kann dabei innerhalb der zu durchbohrenden Membran annähernd die gleiche Breite behalten wie aussen, oder aber beträchtlich verschmälert, eingeschnürt, sein. In bestimmten Fällen aber, z. B. bei Uredineen-Sporidien, ist das durch die Aussenwand der Epidermiszellen gehende Stück ein sehr dünner auch bei starker Vergrösserung meist nur als einfacher Strich erscheinender Fortsatz; die Spitze dieses schwillt dann, sowie sie in den Innenraum der Zelle getreten ist, zu einer erst rundlichen, dann schlauchförmig gestreckten Blase an, in welche der ganze Protoplasmainhalt der Spore einströmt; letztere, sammt dem aussen befindlichen Theile des Keimschlauches erscheint bald nur von wässeriger Flüssigkeit erfüllt und geht zu Grunde. Auch der fadenförmige Fortsatz, welcher die Zellwand durchsetzt, wird dann undeutlich, die Oeffnung in letzterer, welche er verursachte, wird, wie es scheint, wieder geschlossen; kurze Zeit nach dem Eindringen ist jede Spur dieses Actes verschwunden bis auf ein kleines Fortsätzchen, vermittelst dessen der im Innern der Zelle befindliche Schlauch an der Eintrittsstelle befestigt ist. Der eingedrungene Schlauch wächst nun, verzweigt sich oft noch innerhalb der Epidermiszelle und durchbohrt endlich die Innenwand dieser, um sich in dem darunter liegenden Gewebe zum Mycelium zu entwickeln. (Vgl. Fig. 164.)

Die meisten intracellularen Chytridien, zumal die Synchytrien zeigen die gleichen, äusserst dünnen, perforirenden Fortsätze, die gleiche Art des Durch-

1) de Bary, Beitr. Wolff, l. c. Vgl. S. 283, 284. Fig. 6, S. 20.

tritts des Protoplasmas und das gleiche nachherige Schwinden der entleerten Sporenmembran sowohl als des Perforationsfortsätzchens.

Bei manchen Formen beginnt die Einbohrung mit einer Einstülpung der zu perforirenden Membran — womit ein entsprechender localer Flächenzuwachs dieser verbunden sein muss; jene umgibt daher den eindringenden Schlauch eine Strecke weit als Scheide, welche erst später in ihrem Scheitel durchbrochen wird und characteristische Structureigenschaften erhalten kann. So besonders bei Leitgeb's Completoria (Vgl. S. 172), bei Peronospora Radii u. a. m.

Die beschriebenen Erscheinungen des Einbohrens von Keimschläuchen und Haustorien treten nur ein auf den Membranen der jeweils für den Parasiten überhaupt zugänglichen Wirthspecies. Auf anderen gehen die Keime ohne einzudringen gewöhnlich zu Grunde. Ich habe von dieser Regel nur einmal die Ausnahme gefunden, dass die Keime der in Anemonen lebenden Peronospora pygmaea Ung. in die Epidermiszellen von Ficaria ranunculoides eindrangen, um hier jedoch sofort abzusterben. Die Dicke und nach Alter und Individuum verschiedene anderweite Ausbildung der Wirthmembranen ist hierbei für die meisten Fälle nicht maassgebend, wenn auch zarte, jugendliche Membranen leichter und schneller durchbohrt werden als stark verdickte. In bestimmten Fällen jedoch ist die Möglichkeit der Perforation nur bei bestimmtem, mit dem Lebensalter in Beziehung stehenden Entwickelungszustande der Wirthmembran vorhanden. Die Synchytrien z. B. dringen nur in die Epidermiszellen junger, noch nicht völlig entfalteter Laubtheile ihrer Nährpflanzen; die Sporidienkeime des Endophyllum Euphorbiae nur in die Epidermiszellen des mit ihnen im gleichen Sommer entwickelten jungen Laubes der Euphorbia amygdaloides, nicht in das überwinterte vorjährige, viele Ustilagineen nur in Theile der jungen in Keimung begriffenen Wirthpflanzen.

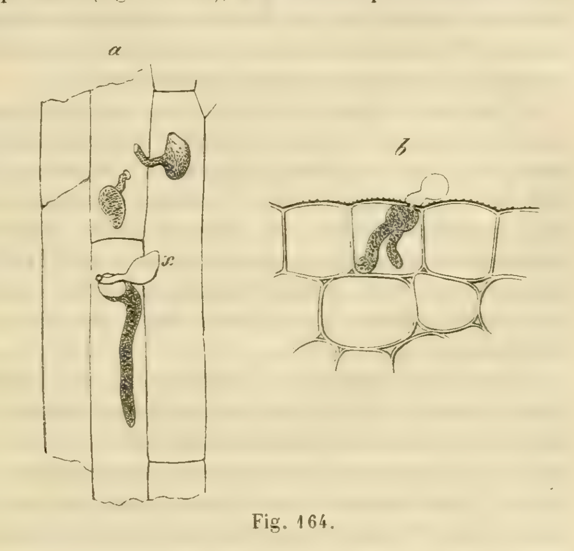


Fig. 164.

Innerhalb der angeführten Einschränkungen findet bei einigen Endophyten —

Fig. 164. Vergr. 390. *a* Uromyces appendiculatus, Sporidien keimend auf der Stengelepidermis von Faba vulgaris Mch.; der Keimschlauch der einen (*x*) in eine Epidermiszelle eingedrungen und bedeutend gewachsen. *b* Phytophthora infestans. Zoospore keimend und Keimschlauch eindringend in eine (quer durchschnittene) Epidermiszelle von einem Kartoffelstengel. Das Präparat 17 Stunden nach der Aussaat gemacht.

Phytophthora omnivora[1]) Tuburcinia Trientalis[2]), Protomyces macrosporus[3]) — eine engere Localisation des Eindringens statt. Während die meisten einbohrenden Endophyten durch eine beliebige Stelle der Aussenfläche der zu perforirenden Zelle ins Innere dieser eindringen, krümmen sich die Keimschläuche der drei genannten Pilze auf die Aussenkante der Seitenwand, welche zwei Epidermiszellen trennt, und wachsen dann in der Mittellamelle dieser Wand, welche sie somit spalten, quer oder schräg durch die Epidermis, um sich unterhalb dieser zum intra- und intercellular weiter wachsenden Mycel zu entwickeln. Diese Form der Perforation ist hier wenigstens vorherrschende Regel. Bei der Phytophthora kommt ausnahmsweise auch Eindringen durch Aussenwand und Lumen einer Epidermiszelle vor.

Von den rein e p i p h y t i s c h e n, ins Innere gar nicht eindringenden Pilzen zeigen die einen, wie z. B. manche C h y t r i d i e n[4]), die L a b o u l b e n i e n einfache Fixation der durch irgend ein Verbreitungsmittel hingeführten Sporen auf der im Vergleich zum Parasiten grossen Oberfläche des Wirthes. Die Flechtenpilze, welche von kleinen meist »einzelligen« Algen leben, treiben Keimschläuche und diese umgreifen, wie im § 115 beschrieben wird, die Wirthzellen, wenn sie bei ihrem Längenwachsthum auf sie treffen. Beeinflussung der Richtung dieses Wachsthums durch die Wirthe vor der Berührung ist nicht beobachtet.

Eine sehr sonderbare Einrichtung des Wirthergreifens hat Kihlman[5]) jüngst gefunden für die auf Isaria-Formen epiphytische Melanospora parasitica. Die fast cylindrische braunhäutige etwa 5—6 μ lange Spore keimt indem sie aus ihren beiden Enden je einen Keimschlauch treibt, der im Wasser sowohl wie in Nährlösungen kaum länger wird als der Querdurchmesser der Spore. Kam die Spore gerade an oder auf einen Isaria-Faden zu liegen, was im spontanen Zustande wohl der häufigste Fall sein wird, so legt sich der Keimschlauch dem Wirthfaden fest an und wächst dann zum Mycel weiter. Berührt der Keimschlauch einen schon vorhandenen Melanospora-Faden, so tritt, unter Auflösung der trennenden Membran, Verschmelzung mit demselben ein. Liegt aber, wie in Objectträgerculturen leicht zu erreichen, eine keimende Spore in einiger Entfernung von einem wachsenden Isaria-Faden, so wird die Richtung des Längenwachsthums dieses so lange gegen die Spore hin abgelenkt, bis Berührung mit dem Keimschlauch eingetreten ist, welch letzterer alsdann anwächst und sich weiter entwickelt. Die Entfernung in welcher die ablenkende Wirkung der keimenden Spore zur Geltung kommt beträgt im Maximum 4—5 Sporenlängen.

Die physiologische Analyse und Erklärung aller dieser Erscheinungen des Ansetzens, Angreifens, Eindringens in Oeffnungen und Membranen ist noch vorzunehmen. Auf einige dabei in den Vordergrund tretende Hauptfragen kann hier nur in Kürze aufmerksam gemacht werden.

1) R. Hartig, Arbeiten d. forstbot. Instituts München, I.
2) Woronin, l. c. Vgl. S. 200.
3) Wolff, Bot. Zeitg. 1874. Vgl. S. 200.
4) Vgl. oben, S. 184.
5) l. c. Vgl. S. 283.

Die mitgetheilten Thatsachen über die Perforationen zeigen einerseits bestimmte Einwirkungen des Parasitenkeimes auf den Wirth. Jener bewirkt in der zu perforirenden Membran auf dem Wege der Perforation eine Continuitätstrennung. Wo diese als dauernd durch den Pilzfaden ausgefüllte Lücke auftritt, wie z. B. in den Chitinhäuten und vielen pflanzlichen Zellenmembranen, liegt die Annahme auf der Hand, dass die Lücke durch partielle Auflösung der Membran enstanden und diese Auflösung Folge einer vom Pilze ausgehenden Fermentwirkung ist. (Vgl. S. 381). Etwas anders liegt die Sache wo, wie bei den perforirenden Uredineen- und Synchytrien-Keimen, die Lücke ziemlich rasch wieder schwindet. Hier kann wenigstens gefragt werden, ob nicht der von dem an die Epidermis befestigten Schlauch- oder Sporenkörper ausgehende turgescente Perforationsfortsatz die Membran rein mechanisch spaltet, etwa wie eine scharfe Nadel eine mit ihr durchstochene Kautschuckplatte, und ob der kleine Spalt sich nicht rein in Folge der Elasticität der Membran, wie in der Kautschuckplatte nach Entfernung der Nadel, wiederum schliesst, wenn die Turgescenz in dem Perforationsfortsatz in Folge des Wachsthums des Keimschlauchs auf Null sinkt. — Eine Erklärung der Ablenkung der Isarien durch Melanospora ist, nach der ganzen Erscheinung nicht anders möglich als durch die Annahme dass seitens der keimenden Spore der letzteren ein Secret ausgeschieden wird, welches eine specifische Reizung auf den wachsenden Isaria-Faden ausübt.

Mannichfaltiger sind auf der andern Seite die Beeinflussungen des keimenden oder keimen sollenden Parasiten durch den Wirth und die sich daran knüpfenden physiologischen Fragen. Wir wissen nicht, welches die Ursache ist für das Eintreten der Keimschläuche in Spaltöffnungen, für die Fixation mancher Sporen auf letzteren, anderer auf bestimmten Membranflächen, für die Umgreifung der Algenzellen durch die Zweige der Flechtenpilze u. s. f. Kann man auch mit der Annahme specifischer Fermentausscheidungen und specifischer Differenzen der Wirthmembranen nach Bau, Festigkeit, Verkorkung, den Versuch einer Erklärung machen für die Thatsache, dass bestimmte Parasitenkeime die Epidermis der einen Phanerogamenspecies perforiren und die der anderen nicht, so liegt doch kaum die Möglichkeit vor, aus bekannten Daten zu erklären, warum ein Keimschlauch seine Spitze gegen die geeignete Wirthmembran und nicht gegen jede Membran oder feuchte Fläche krümmt oder gar in den erwähnten Fällen nur gegen die Aussenkanten der Epidermis-Seitenwände. Finden hier specifische physikalische, oder — etwa durch unbekannte Ausscheidungsproducte der Wirthoberfläche ausgeübt zu denkende — chemische Reizungen statt und bestimmte specifische Reactionen der Parasiten auf dieselben? Fragen dieser Art stellen sich hier überall (auch für manche anologe Verhältnisse bei Saprophyten) und bilden recht dankbare Themata für experimentelle Untersuchung. — [Der Weg zu ihrer Beantwortung ist inzwischen — lange nachdem Vorstehendes niedergeschrieben war — bestimmter bezeichnet und eingeschlagen worden durch Pfeffer's Arbeit über chemische Reize[1]).]

§ 103. Nach Ergreifung des Wirthes erfolgt das fernere Wachsthum

1) Ber. d. Deutschen Botan. Gesellschaft 1883; und Unters. d. Botan. Instituts zu Tübingen Bd. I, Heft 3, (1884).

des Parasiten einerseits und die Reaction des lebenden Wirthes auf die dauernde und eventuell fortschreitende Occupation nach den Einzelfällen in der verschiedensten Weise, jedesmal bestimmt durch die specifischen Eigenschaften an beiden Symbionten. Die hauptsächlichen Erscheinungen, welche hierbei zu Stande kommen, sollen in Folgendem übersichtlich zusammengestellt und durch Beispiele erläutert werden. Manches hierher gehörige musste bereits in den Abschnitten des V. Capitels gelegentlich berührt werden und auf diese ist im vorkommenden Falle zu verweisen; sie werden sich nach den vorkommenden Namen mit Hülfe des Registers jedesmal leicht auffinden lassen. Für weitere Einzelheiten sei ein für allemal auf die Monographien und auf die pathologische Litteratur verwiesen.

Von ganz allgemein wiederkehrenden Erscheinungen ist in Beziehung auf das Wachsthum des Parasiten nur hervorzuheben, dass derselbe, in extremen Fällen, entweder auf den Ort des Angriffs und seine nächste Umgebung beschränkt bleibt, oder aber sich weit über jenen Ort hinaus ausdehnt, sei es, dass der Parasit durch oder über vorhandene Theile des Wirthes auf relativ weite Strecken hinwächst, sei es, dass er, wie besonders viele Flechtenpilze, den Wirth ergreift und dann mit ihm Schritt haltend weiter wächst. Bei kleineren, ein oder wenigzelligen Wirthen treten, mit Ausnahme des unten ausführlich zu schildernden Falles der Flechtenpilze, diese Unterschiede selbstverständlich wenig hervor; bei grösseren Wirthkörpern dagegen in den extremen Fällen höchst auffallend. Die Laboulbenien z. B. sind auf die Angriffsorte eng localisirte Insectenparasiten; die Entomophthoren, die Cordycepsarten durchwachsen den ganzen Insectenkörper. Von Pflanzenbewohnern werden noch zahlreiche entsprechende Beispiele zu erwähnen sein und dass an Intermediärerscheinungen zwischen den Extremen kein Mangel ist, bedarf kaum der Erwähnung.

Parasiten, welche den Wirth ganz oder auf weite Strecken durchwachsen, können entweder an jeder oder fast jeder Körperstelle desselben gleiches Verhalten, gleiche Entwickelung zeigen, oder aber sie sind für bestimmte Entwickelungserscheinungen an bestimmte Orte gebunden, wiederum entweder ganz streng oder wenigstens ganz vorzugsweise. Insectenbewohnende Cordyceps-Arten z. B. durchwuchern fast den ganzen Thierleib; C. militaris treibt seine Perithecienträger unterschiedslos an beliebigen, oft zahlreichen Orten der Oberfläche der befallenen Raupe; C. sphecocephala immer nur an der Unterfläche des Thorax, zwischen dem ersten oder zwischen den beiden ersten Fusspaaren der westindischen Wespe (Polistes americanus), welche er befällt[1]). Für sehr viele Pflanzenbewohner wird entsprechendes weiter unten anzuführen sein und ist z. Th. schon im Cap. V berichtet worden.

Nach ihrer Wirkung auf den Wirth und den Reactionen dieses auf dieselbe lassen sich in den — wiederum durch Intermediärerscheinungen reichlich verbundenen — Extremen zwei Hauptkategorien von parasitischen Pilzen unterscheiden, nämlich einfach zerstörende und umgestaltende, deformirende.

---

1) Vgl. Tulasne, Carpol. III.

Dem Angriff und Occupation der ersteren folgt mehr oder minder rasche Erkrankung, Tödtung, Zersetzung der befallenen Theile, ohne dass diese vorher abnorm geförderte Wachsthumserscheinungen zeigten. Je nach dem Einzelfall können diese Erscheinungen bei grösseren Wirthkörpern auf einzelne vom Parasiten befallene Theile localisirt bleiben oder Erkrankung und selbst Tödtung des gesammten Wirthkörpers zur Folge haben. In diese Kategorie dürften alle facultativen Parasiten gehören, wie unten noch im Einzelnen zu zeigen sein wird; von obligaten z. B. unter den Pflanzenbewohnern am reinsten die Phytophthora-Arten, viele Uredineen, wie z. B. grasbewohnende Puccinien wenigstens in ihren das Gras selbst bewohnenden Lebensabschnitten, mit einiger Einschränkung auch Ustilagineen wie Tilletia spec., Ustilago Carbo, Claviceps, u. v. a.; endlich wohl alle Thierbewohner, wenn man nicht, was hier dahin gestellt bleiben mag, die durch ihre Occupation bei Warmblütern eventuell zunächst hervorgerufenen Erscheinungen von Entzündung, Vereiterung, wohl auch Tumorenbildung zu den abnormen Wachsthumserscheinungen zählen will.

Der Occupation der umgestaltenden Parasiten folgen zunächst anomale Wachsthumserscheinungen des befallenen Wirthes resp. Theiles desselben; unter anomal hier jeden von dem unbefallenen verschiedenen Zustand verstanden. Hierfür finden sich unzählige Beispiele unter den Pflanzenbewohnern. Die Erscheinung setzt natürlich Wachsthumsfähigkeit des umzugestaltenden Theiles voraus, bei höheren Gewächsen also meist Befallenwerden im jugendlichen unerwachsenen Zustand.

Die Umgestaltung beruht in den — allerdings sehr in einander übergehenden — Extremen entweder in einer abnormen Steigerung des Wachsthums, abnormer Vergrösserung sonst normaler, auch normal angeordneter Gewebetheile, also Schwellung einzelner Zellen, wie z. B. der von Synchytrium bewohnten Epidermiszellen und ihrer nächsten Nachbarn; oder monströser Vergrösserung und Anschwellung ganzer Glieder und Gliedercomplexe höherer Pflanzen, z. B. die Anschwellung der Stengel und die oft colossal monströs vergrösserten Blüthen von Cystopus befallener Cruciferen. Man kann hier also von Hypertrophien reden. Oder es erfolgt eine Umgestaltung der Theile ohne, wenigstens ohne nennenswerthe Hypertrophie, wie z. B. die bekannten Umgestaltungen der Triebe von krautigen Euphorbien durch Uromyces Pisi, U. scutellatus, Endophyllum Euphorbiae oder der als »Hexenbesen« auftretenden Zweige der Tanne, des Kirschbaumes, welche von Peridermium elatinum resp. Exoascus befallen sind. Bei der Tanne (Abies pectinata) z. B. erheben sich diese Zweige von den horizontalen Aesten senkrecht, wie kleine Bäumchen, mit allseitswendigen Aesten und ebenfalls allseitswendigen Blättern, welche alljährlich abfallen, während das ganze Gewächs sein Wachsthum Jahre lang fortsetzt[1]). In den Blüthen der von Peronospora violacea occupirten Knautia arvensis erhalten die Stamina oft (nicht immer) die Eigenschaften normaler, schön violetter Corollenblätter, die Blüthen werden also gefüllt. Man kann diese Erscheinungen der Umgestaltung pilzerzeugte, mycetogene Me-

1) Bot. Zeitg. 1867, p. 257.

tamorphose nennen. Die Erscheinungen der Lichenen-Bildung, auf welche unten zurückgekommen werden wird, schliessen sich dieser nahe an.

Endlich wird in manchen Fällen, an Theilen höherer Gewächse, durch die Pilzoccupation die Neubildung von Gliedern hervorgerufen, welche an der pilzfreien Pflanze in keinerlei Gestalt vorhanden sind. Auffallendste Beispiele hierfür sind die zierlichen bis kirschgrossen runden Auswüchse, welche Exobasidium Vaccinii an dem Laube der Alpenrosen erzeugt, und die von Geyler[1]) näher beschriebenen, durch Exobasidium Lauri verursachten Excrescenzen des Stammes von Laurus canariensis L.: bis fingerlange, stumpfkantig-keulenförmige und geweihartig verzweigte Körper, welche von Schacht mit Luftwurzeln verwechselt werden konnten. Das sonderbarste hierher gehörige Beispiel dürften aber die unten zu beschreibenden, von Rozella befallenen Saprolegnien darstellen.

Excrescenzen der soeben erwähnten Kategorie und locale pilzerzeugte Hypertrophien sind passend mit Gallen verglichen und mit diesem Namen bezeichnet worden.

Es liegt auf der Hand, dass alle diese mycetogenen Umgestaltungen und Neubildungen sowohl als die Erscheinungen der einfachen Zerstörung mit dem Ernährungsprocesse des Pilzes in unmittelbarem causalem Zusammenhang stehen. In dem letzteren Falle sieht man direct, wie der Pilz auf Kosten der zerstörten Theile wächst, seine eigene Körpersubstanz vermehrt. In den Tumoren und Hypertrophien tritt oft zuerst eine auffallende Ueberproduction von Baustoffen, z. B. Stärkemehl, ein, welche dann für die Ausbildung des Pilzes verbraucht werden. Im Zusammenhange hiermit werden in vielen Fällen die deformirten pilzbefallenen Theile auch vorzeitig getödtet, sie sterben früher ab und verfallen leichter der Zersetzung als gleichnamige pilzfreie und nicht deformirte. Es finden aber auch in dieser Beziehung, nach Species und zum Theil Individuen, alle denkbaren Abstufungen statt zwischen dem rasch zerstörenden Parasitismus und jenem, bei welchem sich Parasit und Wirth gegenseitig dauernd fördern und erhalten, dem bei der Lichenenbildung am schärfsten hervortretenden Mutualismus, wie van Beneden dieses Verhältniss genannt hat[2]).

Eine strenge physiologische Analyse aller der hier berührten Erscheinungen liegt für keinen Fall vor. Die allgemein zu stellenden Fragen aber sind so selbstverständlich, dass ihre Discussion zwecklos wäre.

Für die nun folgende Uebersicht der thatsächlich vorkommenden Haupterscheinungen und Combinationen sind die thierbewohnenden von den pflanzenbewohnenden Pilzen zu sondern.

---

1) Bot. Zeitg. 1874, p. 321.

2) P. J. van Beneden, Die Schmarotzer des Thierreichs. Internationale wissenschaftl. Bibliothek, Bd. 18 (1876). Vgl. auch de Bary, Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg 1879.

Thierbewohnende Parasiten.

§ 104. Die den lebenden Thierkörper befallenden Pilze liefern zunächst eine Anzahl lehrreicher Beispiele für die Erscheinung des facultativen Parasitismus (vgl. S. 382).

Eine Anzahl Eurotium- und Aspergillus (Sterigmatocystis)-Arten, welche sämmtlich vorzugsweise als Saprophyten vorkommen und in dieser Lebensweise ihre vollständige Entwickelung erreichen — auch die Bildung der Sporenfrüchte, soweit diese überhaupt bekannt sind, vermögen auf Körpertheile von Warmblütern überzusiedeln und hier auf Kosten derselben zu wachsen, unter geeigneten Verhältnissen auch zur reichlichen Production von typischen Gonidien, nicht aber, soweit bekannt, von Sporenfrüchten zu gelangen. Ihre Vegetation ruft hervor, oder fördert Erkrankungen, welche die Mediciner Mykosen nennen. A. flavus, niger, fumigatus, Eur. repens und Asp. glaucus sind characteristische Förderer der als Otomycosis aspergillina bezeichneten Erkrankungen des menschlichen Ohrs[1]). Sie nisten sich hier ein in den krankhaften (serösen) oder anomal angehäuften normalen Secreten der Hautflächen und bewirken durch ihre Wucherung auf diesen Entzündungen und Excoriationen. Sie dringen aber auch in diesen Krankheitsfällen, wie Siebenmann urgirt, nicht durch die Epidermis und entwickeln sich nicht in dem gesunden Ohre, ihren saprophytischen Character behalten sie hiernach im Grunde bei, wenn sie auch ebenso sicher Krankheitsförderer genannt werden müssen.

Spontan entwickelt sind ferner solche Aspergillen, von welchen A. fumigatus jedenfalls sicher bestimmt ist, schon seit 1815 und zumal seit Virchow's genauer neuerer Darstellung, in der menschlichen Lunge und in den Luftwegen von Vögeln gefunden worden. Sie werden dorthin unzweifelhaft auf demselben Wege gelangen wie in das Ohr, nämlich mit dem der Luft beigemengten Staube, und daselbst ähnliche Entwickelungsbedingungen und Entwickelungsmodus finden. Mit dem Asp. fumigatus ferner, und einer anderen Form, Asp. flavescens Eidam, zwei Species, die durch hohes, über 37° liegendes Optimum der Vegetationstemperatur (vgl. S. 379) ausgezeichnet sind, erhielten Gaffky und Andere, und besonders Lichtheim characteristische Entwickelungs-, beziehungsweise Erkrankungserscheinungen, wenn die Gonidien durch Injectionen in die Blutbahn der Versuchsthiere (Kaninchen und Hunde) gebracht worden waren. Eurotium Asp. glaucus, E. repens, Asp. niger, sowie das früher von Grawitz mit Unrecht verdächtigte Penicillium glaucum erwiesen sich dagegen bei diesen Versuchen als im Thierkörper entwickelungsunfähig und unschädlich.

Durchaus analog den beiden genannten Aspergillen fand dagegen Lichtheim das facultativ parasitische Verhalten der schon oben, S. 385 erwähnten beiden Mucorformen, mit der ebenfalls schon erwähnten Einschränkung, dass im Hunde die endophytische Entwickelung des Mucor rhizopodiformis nicht stattfindet.

---

1) Siebenmann, Die Fadenpilze Aspergillus etc. u. ihre Beziehungen zu der Otomycosis aspergillina. Wiesbaden 1883. Hier auch die Aufzählung der umfangreichen Speciallitteratur.

Die durch Injection in die Blutbahn gebrachten Sporen dieser Pilze werden auf diesem Wege durch den ganzen Körper verbreitet. Ihre Keimung erfolgt, den vorliegenden Angaben zufolge, nicht in dem Blutstrom selbst, sondern vielmehr in bestimmten Organen des Thieres, in welche sie durch jenen gebracht sind. Besonders bei Injection geringerer Sporenmengen tritt in der Empfänglichkeit für die Pilzinvasion eine deutliche Reihenfolge der lebenden Organe hervor, und zwar, nach Lichtheim, für die Mucoren in absteigender Reihe: Nieren, Peyer'sche Plaques, Mesenterialdrüsen, Milz, Knochenmark, Leber. Für Asp. fumigatus gilt Aehnliches, jedoch mit geringerer Regelmässigkeit und einer characteristischen Localisation des Pilzes im häutigen Labyrinth. Frei von Pilzentwickelung blieb in allen Fällen das lebende Gehirn. In den getödteten Organen dagegen erfolgt die Keimung und Weiterentwickelung unterschiedslos. Letztere geht in dem lebenden Körper bis zur Mycelentwickelung, Sporenbildung wird höchstens ausnahmsweise erreicht. Folge jener sind characteristische Localerkrankungen und von diesen aus consecutive Störungen des Allgemeinbefindens, für deren Schilderung auf die medicinische Litteratur[1], ganz besonders auf Lichtheim zu verweisen ist.

Spontane Aspergillus- und Mucormycosen innerer von dem directen Luftzutritt abgeschlossener Organe sind zum mindesten zweifelhaft.

Obligate Parasiten sind zahlreiche insectenbewohnende Pilze. Was man von der Entwickelung der hierhergehörigen epiphytischen Laboulbenien kennt, ist oben, S. 284 im Wesentlichen angegeben worden. Ihre Verbreitung durch die Sporen, welche von einem befallenen Thiere, zumal während des Begattungsactes, auf ein anderes übertragen werden, ist von Peyritsch (l. c.) für die Stubenfliegenspecies anschaulich geschildert worden. Das Wohlbefinden des befallenen Thieres wird durch diese Epiphyten dem Anschein nach wenig gestört.

Die Entwickelung der Entomophthoren, welche Insecten befallen, wurde gleichfalls oben (S. 170) beschrieben. Zur Vervollständigung sei hier nur kurz hinzugefügt, dass die Occupation des Thierkörpers durch sie wesentlich in der gleichen Weise erfolgt, wie bei den nachher zu beschreibenden Cordyceps-Formen.

Laboulbenien und genannte Entomophthoren sind, soweit bekannt, streng obligate Parasiten, welche höchstens mit Ausnahme rasch durchlaufener Keimungsstadien ihre ganze Entwickelung in und auf dem lebenden, resp. durch ihre Vegetation frisch getödteten Wirth durchmachen.

Complicirter sind die Lebenseinrichtungen der Insecten befallenden Cordyceps-Arten. Sie seien hier an dem Beispiel der Cordyceps militaris, nach Untersuchungen an Raupen, beschrieben[2]. Die Ascosporen, welche in den orangerothen, keulenförmigen Perithecienträgern entstehen, werden ejaculirt (S. 101) als schmal faden- oder stabförmige Körper, welche schon innerhalb

1) Vgl. besonders Virchow, Archiv, IX (1856, p. 557. Fresenius, Beitr. p. 81. Lichtheim, l. c. S. oben S. 387. Gaffky, Mittheilgn. aus d. k. Reichsgesundheitsamt, I. 526. In diesen Schriften weitere Litteraturnachweisung.

2) Vgl. Bot. Zeitg. 1867, p. 1 u. 1869, p. 590.

des Ascus durch Querwände in eine Reihe von zahlreichen (jedenfalls bis 160) kurz cylindrischen Secundärsporen getheilt sind. In Flüssigkeit gebracht, trennen sich diese meist von einander, schwellen etwas an, runden sich ab und treiben dann Keimschläuche (Fig. 165, *b*), manchmal, jedoch nicht immer nach vorheriger theilweiser Wiederverschmelzung vermittelst kurzer Verbindungsschläuche. Auch auf der nur wenig feuchten Hautoberfläche einer Raupe tritt die Keimung ein. Diese Keimschläuche dringen an beliebigen Orten der Körperoberfläche sofort in die Chitinhaut des Thieres. Hier schwellen sie zu

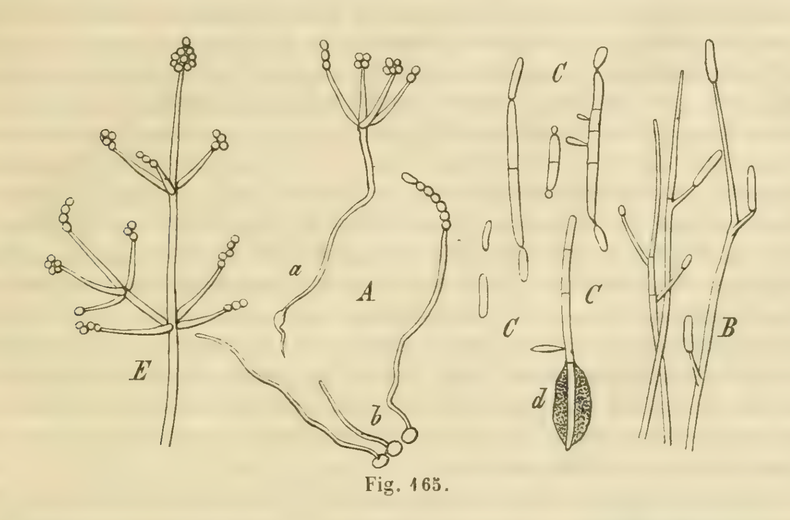


Fig. 165.

etwas stärkeren Pilzhyphen an, welche Zweige treiben und — im einfachsten Falle — mit diesen, im welligen Verlauf in die tieferen Schichten der Haut wachsen, um schliesslich die Innenfläche derselben zu erreichen und sich weiter zwischen die Muskelbündel und die Läppchen des Fettkörpers des Thieres einzudrängen. Hier steht ihr Längswachsthum still, dagegen beginnt jetzt, manchmal selbst schon innerhalb der weicheren Innenschichten der Haut selbst, theils auf den Enden der Hauptäste, theils auf kurzen Seitenzweiglein, die succedane Abschnürung von länglich cylindrischen Gonidien, welche nach ihrer Form benannt sind (Fig. 165 *B*). Dieselben werden, soweit sich die Sache verfolgen lässt, von den Hyphen in relativ geringer Zahl gebildet. An dem Orte ihrer Entstehung gelangen sie sofort in die die Leibeshöhle erfüllende Blutmasse. Hier strecken sie sich auf das Doppelte bis Mehrfache der ur-

Fig. 165. Cordyceps militaris Fr. *A* In Wasser auf Objectträger keimende Theilsporen aus den Ascis. *a* einzelne, der eine ihrer Keimschläuche ist aufrecht und hat Zweige, welche sammt seinem eigenen Ende Gonidienketten gebildet haben. *b* Drei Theilsporen keimend; der Keimschlauch der einen hat sich in die Luft erhoben und auf seinem Scheitel eine Gonidienkette gebildet. *B* Enden durch die Chitinhaut gedrungener Hyphen, an der Innenfläche jener angelangt und Cylindergonidien abgliedernd. *C* Cylindergonidien mit Sprossungen, aus dem Blute einer befallenen Raupe. Das eine Ende von *d* steckt in einer Blutzelle. *E* Ende eines aus der Haut einer vom Pilze getödteten und sclerotisirten Wolfsmilchraupe vorgewachsenen fadenförmigen Gonidienträgers. Vergr. ca. 400.

sprünglichen Grösse, theilen sich auch öfters durch einige Querwände, und beginnen nun in Sprosspilzform weiter zu wachsen, d. h. durch terminale und seitliche Sprossung in wiederholten Ordnungen gleichartige Zellen zu erzeugen (Fig. 165 *C*). Diese werden durch die Bewegungen des Thiers in der Blutmasse vertheilt, und erfüllen dieselbe nach und nach in dichter Menge. Sie dringen auch in die Blutzellen ein oder werden von diesen (in amöboider Bewegung) umgriffen (*d*). Ihr Wachsthum geschieht auf Kosten des Blutes, dieses nimmt an Masse in dem Grade ab, dass das Thier zuletzt seinen normalen Turgor verliert, weich und schlaff wird, und in diesem Zustande abstirbt. Sobald nun der Tod erfolgt ist, beginnen sämmtliche Sprosszellen, auf Kosten der todten Körpersubstanz, rasch zu reich verästelten Hyphen heranzuwachsen, welche nicht nur die ganze bisher blutführende Leibeshöhle in dichtem Geflecht erfüllen und auf das frühere Turgescenzmaass ausdehnen, sondern auch, mit Ausnahme des leer bleibenden Darms, alle Körpertheile dicht durchwuchern und grösstentheils aufzehren. So entsteht, in 1—2 Tagen, ein Körper, welcher die Form des lebenden Thieres beibehält, aber aus einem dichten Geflechte von Pilzfäden, mit geringen Resten des Thierleibes besteht. Dieser thierförmige Pilzkörper hat die biologischen Eigenschaften eines Sclerotiums. Er kann direct wiederum Perithecienträger austreiben, und zwar wenn er feucht liegen bleibt wenige Wochen nach seiner Entstehung. Ausgetrocknet geht er in einen Ruhezustand über, dessen maximale Dauer nicht näher bestimmt ist, jedenfalls aber ohne Beeinträchtigung der Entwickelungsfähigkeit Monate lang währen kann. In dem beschriebenen Gange kann die Entwickelung des Cordyceps einfach ablaufen.

Andererseits finden aber häufig Complicationen und Abweichungen statt, von welchen die folgenden die wichtigsten sind. Sät man Ascosporen in Wasser oder in Nährlösungen ohne lebenden Wirth, so erfolgt ebenfalls Keimung und je nach dem Grade der Nahrungszufuhr reichliche Verzweigung; in Wasser bleibt es bei kleinen wenig oder gar nicht verzweigten Pflänzchen (Fig. 165, *A*, *a*, *b*). Von den Zweigen verbreiten sich die einen als Mycelium in der Nährlösung aus, und vermögen hier auch wohl nach Art der Hyphen an der Innenfläche der Raupenhaut, Cylindergonidien abzuschnüren. Es ist dieses zwar bei der in Rede stehenden Species nicht beachtet worden, aber nach der Analogie der in allen diesen biologischen Verhältnissen mit Cordyceps übereinstimmenden Botrytis Bassiana, welche die Erscheinung zeigt, mit Sicherheit anzunehmen. Andere Aeste der Keimpflänzchen treten aus der Flüssigkeit aufrecht in die Luft, verästeln sich, mit wirtelig gestellten Endverzweigungen und schnüren an der Spitze dieser succedan kettenweise Gonidien ab (vgl. S. 75). Die Erstlinge dieser an den jungen Keimpflanzen sind cylindrisch gleich jenen im Thierkörper (*b*), nur meist kürzer. Alle späteren, auch schon die zweite in einer mit Cylindererstling beginnenden Kette, haben Kugelform. Man kann sie hiernach runde oder Luft-Gonidien nennen. Auch das im getödteten Raupenkörper entwickelte Mycelium entwickelt sehr oft solche Luftgonidien, und zwar nur solche, keine cylindrischen.

Die Träger derselben wurden auf den meisten untersuchten Raupenkörpern, welche auch Perithecienträger trieben, beobachtet als kleine, den be-

schriebenen Keimpflänzchen gleich wirtelig verästelte Hyphenzweige (Fig. 165, *E*), die mit einander einen zarten, auf die Oberfläche vorbrechenden Flaum bilden. Auf anderen Thieren dagegen wachsen sie heran zu einem dichten, einige Millimeter hohen und von unzähligen Gonidien weissbestäubten Schimmelüberzug oder aber sie bilden, ähnlich der Coremiumform von Penicillium, keulenförmige Pilzkörper von etwa 1—2 cm Höhe und diese werden ganz oder in ihrem oberen, von orangegelbem Stiel getragenen Theil mit einem Filz gonidienabschnürender Zweige bedeckt. Letztgenannte Körper sind als Formspecies unter dem Namen Isaria farinosa bekannt. Sowohl die Isariaform als die Schimmelüberzüge finden sich gewöhnlich auf einem sclerotischen Thierkörper allein, d. h. ohne die Perithecienträger. Ein einziges Mal ist es mir gelungen, aus einer mit Ascosporen inficirten Wolfsmilchraupe, die sich nach der Infection verpuppt hatte, zwei kümmerliche Perithecienträger neben stattlichen Isarien zu erziehen.

Die Träger der runden Luftgonidien erhält man ferner, wenn man Cylindergonidien aus dem noch lebenden Thiere, oder Mycelstückchen aus dem sclerotischen auf geeignetem Nährsubstrat an der Luft cultivirt, je nach der Nahrungszufuhr in verschieden üppiger Entwickelung. Sie werden ferner, unter den gleichen Verhältnissen, gebildet von den Pflänzchen, welche aus den in Flüssigkeit sofort getriebenen Keimschläuchen der Luftgonidien selbst erwachsen. Letztere Keimschläuche endlich dringen, wenigstens nach den an Wolfsmilchraupen angestellten Versuchen, in die Haut der Insecten nicht ein. An den mit Sporen bestreuten Thieren sieht man vielmehr die Keimschläuche durch die Stigmen in die Tracheen eintreten und dann erst die Wand dieser durchbohrend, in die Leibeshöhle. Hier findet dann Abschnürung von Cylindergonidien, Verbreitung und Sprossung derselben, und endlich der Tod und die Sclerose des Thieres statt, ganz wie oben für die directen Wachsthumsproducte der Ascosporen beschrieben wurde. An den durch Infection mit Luftgonidien getödteten Thieren ist bis jetzt nie eine Austreibung von Perithecienträgern, sondern immer nur wieder von Luftgonidien, zumal der Isariaform, beobachtet worden.

Der beschriebene Pilz ist sonach zur vollen Ausbildung (Perithecien) auf obligat parasitische Lebensweise angewiesen und dieser eng angepasst. Wenn er dieselbe innehält, so ist in der Sclerosirung des getödteten Thieres ein auf das streng parasitische folgendes saprophytisches Lebensstadium vorhanden. Wenn die Bedingungen der parasitischen Lebensweise entzogen sind, so tritt facultativer Saprophytismus (S. 382) ein, und, mit der Bildung der Luftgonidien eine neue Anpassungserscheinung, welche auch in Begleitung der regulären Perithecienbildung auftreten kann. Das Eintreten in die parasitische Lebensweise ist aber relativ leicht, weil alle Sporenbildung an von Wirththieren vielbesuchten Orten, nämlich auf Waldboden, spontan reichlich stattfindet. — Was man von der Lebensweise anderer Insectentödter aus der Verwandtschaft des Cord. militaris kennt, stimmt mit dem für diesen beschriebenen vollständig überein.

Vorstehende Darstellung der Lebensgeschichte von Cordyceps hält sich specieller an die bei Infection von Sphinx Euphorbiae-Raupen beobachteten Erscheinungen und ist

nach zum Theil bisher unpublicirten Untersuchungen gemacht. Letzteres bemerke ich, weil die Angaben so genau übereinstimmen mit dem, was ich, im Anschluss an Vittadini[1]) in der Bot. Zeitg. 1867 über die, bisher nur gonidientragend, beobachtete Botrytis Bassiana gesagt habe, den Pilz der »Muscardine« der Seidenraupen, und es scheinen könnte als hätte ich die Beobachtungen von der einen Species einfach auf die andere übertragen. Beide stimmen wirklich so vollständig überein.

Wie ich a. a. O. schon für B. Bassiana gezeigt habe, kommen kleinere Abweichungen von dem für eine Thierspecies beschriebenen Gang bei anderen Species vor, sowohl in der Reaction des Thieres auf die Einwirkung des Parasiten als auch der Entwickelung des letzteren. Für Cordyceps mag eine solche Erscheinung hier erwähnt sein. Die Raupen von Sph. Euphorbiae werden bei gelungener Infection mit Ascosporen nach etwa 15—20 Tagen getödtet, die Infectionsorte zeigten in der Haut, wie bei B. Bassiana, nichts weiter, als eine vom Umkreis der eingedrungenen Hyphen ausgehende, individuell verschiedene Bräunung. Bei Infection von Raupen der Gastropacha Rubi verlief der Process etwas anders. Erstlich viel langsamer: von 17 inficirten Exemplaren war das erste nach ca. 30 Tagen, das letzte erst nach 70 Tagen getödtet, dem Absterben ging eine langsam zunehmende Erschlaffung voraus. Zweitens zeigte sich nach dem Eindringen des Pilzes an dem lebenden Thiere, lange vor dem Absterben, eine Erkrankung der besäten Hautstelle. Dieselbe schwoll an, wurde dunkler gefärbt und hart, und bedeckte sich mit einem zarten weissen Schimmelanflug. Dieser bestand theils aus den regulären wirtelig verzweigten Gonidienträgern der Species, theils aus Anhäufungen rundlicher farbloser Zellchen und kurz cylindrischer, durch einige Querwände getheilter Hyphenstücke, welch letztere oft auf schmal conischen Seitenzweiglein normale Gonidien abschnürten. In wieweit diese Bildungen aus dem Zerfall von Mycelfäden oder aus dem Heranwachsen regulärer Gonidien hervorgegangen waren, liess sich nicht entscheiden. Als Theile des Cordyceps erwiesen sie sich dadurch, dass aus allen bei Objectträgercultur Mycelien mit regulären wirtelig verzweigten Gonidienträgern erwuchsen.

Die obigen Angaben über das Eindringen der Isaria farinosa-Form sind aus meiner Arbeit in der Bot. Zeitg. 1869 reproducirt, bezüglich der Details ist diese zu vergleichen. In dieser und der 1867er Arbeit hatte ich Bedenken geäussert gegen die von Tulasne (Carpol. III) behauptete Zugehörigkeit der Isaria farinosa-Form in den Entwickelungskreis der C. militaris und diese begründet theils auf das Misslingen der Versuche, Perithecienträger und Isariaform durch Cultur wechselsweise auseinander zu erziehen, theils auf allerdings nur quantitative Unterschiede in der Verzweigung der gonidienbildenden Aeste. Letztere Bedenken konnten leicht fallen gelassen werden. Wie schon oben, im Texte bemerkt ist, glaube ich auch das erstere jetzt nicht aufrecht erhalten zu müssen. Eine nach Infection mit Ascosporen wie gewöhnlich sclerotisirte Wolfsmilchraupe trieb auf feuchtem Sande zuerst zwei kleine, aber mit normalen Perithecien versehene Perithecienträger. Diese starben dann, vor vollständiger Ausbildung der Asci, ab und nun wurde reichlich Isaria ausgetrieben. Schon vorher hatte die Cultur von ausgeschnittenen Mycelstücken auf dem Objectträger Isaria ergeben. Entweder war hier also Isaria aus den Ascosporen schliesslich erwachsen; oder es war das Thier vielleicht mit letzteren und unabsichtlich mit Isaria inficirt und diese hat bei der spätern Austreibung die Perithecienbildende Form unterdrückt und verdrängt. Ich habe keinen Grund, solch unabsichtliche Beimengung hier anzunehmen und hiernach die obige Ansicht gebildet. Die Möglichkeit jener Beimengung ist aber nicht ausgeschlossen und hierauf hinzuweisen möchte ich nicht unterlassen haben.

Weitere Angaben über Cordyceps, Botrytis Bassii etc. s. oben S. 273.

§ 105. Was man ausser den oben behandelten Gruppen von thierbewohnenden Schmarotzerpilzen kennt, ist noch so wenig botanisch bearbeitet, dass es — bei aller Anerkennung des medicinischen Interesses und vorliegender

1) Delle natura del Calcino o mal del segno. Giorn. Institut. Lombard. Tom. III, p. 142. c. 2 tab. (1852).

Leistungen — hier nur kurz berührt werden kann. Es soll dies geschehen mit Hinweis auf die einschlägige, besonders die medicinische Litteratur, und zwar einzelne Haupt-Arbeiten, welche dem Leser dann weitere Anweisungen geben können, wenn er die zum Theil profusen Publicationen ins Detail verfolgen will [1]). Auf die eigentlich medicinischen Fragen kann hier natürlich nicht eingegangen werden.

Die Haupt-Erscheinungen, um welche es sich handelt, sind die parasitischen Saprolegnieen, die Pilze der Hautkrankheiten warmblütiger Thiere einschliesslich des Menschen, der Soor-Pilz und der Actinomyces. Einiges ganz zweifelhafte schliesst sich dann noch an.

Parasitische Saprolegnieen. In der Litteratur sind zahlreiche Fälle beschrieben, in welchen lebende Fische, z. B. Goldfische und andere Wasserthiere, wie Salamander, Frösche von Saprolegnieen bewohnt wurden, erkrankten und auch starben [2]). In neuester Zeit wird, zumal aus den Flüssen England und Schottlands, von verheerenden Epidemien unter den Lachsen berichtet, welche Epidemien durch solche Saprolegnieen-Entwickelung characterisirt sind [3]). Nach Huxley's Untersuchung siedeln sich die Pilze auf schuppenfreien Hautstellen des anscheinend gesunden Fisches an, dringen mit ihren Mycel- oder Rhizoidzweigen durch die Epidermis in die tieferen Hautschichten, und verursachen hier zunächst locale und von diesen aus allgemeine Erkrankung. Aehnliches wird von den übrigen Fällen angegeben. Die Untersuchung des Pilzes selbst constatirte jedesmal nur, dass es sich um Saprolegnia-Formen handelte. Die Oosporenbildung, auf welche es für die Bestimmung der Species ankäme, wurde entweder gar nicht beobachtet oder für die Bestimmung ungenügend beschrieben. Sieht man zunächst ab von den nachher noch zu besprechenden Resultaten Huxley's, so handelt es sich, nach den vorliegenden Angaben um gewöhnliche Saprolegnien, welche in der Regel (S. 152) als Saprophyten vegetiren, und diese wären dann auf das lebende Thier übergesiedelt als facultative Parasiten. Trifft das zu, so müssen die befallenen Fische jedenfalls schon vor dem Befallenwerden andere Eigenschaften haben als gleichnamige nicht befallene; die entscheidende Ursache des Befallenwerdens muss in etwas anderem liegen als dem Angriff der Saprolegnia, vielleicht, was hier nicht näher zu untersuchen, in anderweiter Erkrankung. Denn die gewöhnlichen Saprolegnien sind in den fischführenden Gewässern so häufig, dass unbedingt kein Fisch von ihnen frei bliebe, wenn sie als facultative Parasiten jeden befallen könnten. Directe Versuche haben mir auch ge-

---

1) Eine Zusammenstellung des jeweils bekannten Materials geben die Sammelwerke: Ch. Robin, Hist. naturelle des végétaux parasites qui croissent sur l'homme et les animaux vivants. Paris 1858.

Küchenmeister, Die in und an d. Körper d. Menschen vork. Parasiten. II. Lpzg. 1855. Auch Steudener, in Volkmann's Samml. klinischer Vorträge, Nr. 38. Leipzig 1872.

Baumgarten, Pathogene Mikroorganismen I. in Deutsche Medicinal-Zeitung, 1884, 1.

2) Vgl. Hoffmann, Bot. Zeitg. 1868, p. 345 und die oben S. 156 verzeichnete ältere Saprolegnieen-Litteratur.

3) Huxley in Nature, Vol. XXV (1881/82, p. 437. Vgl. ferner die englischen Berichte in Just's Jahresber., V, 96, 456, IX, 253.

zeigt, dass gesunde Goldfische Monate lang pilzfrei und munter bleiben können in Wasser, in dem reichlich sporenbildende Saprolegnien absichtlich in Menge gezüchtet werden. — Anders läge die Sache natürlich dann, wenn es distincte, von den gewöhnlichen verschiedene parasitische Saprolegnia-Species gäbe, worüber aber jedenfalls nichts bekannt ist.

Ueber die von Huxley untersuchte Lachsepidemie ist wohl in der Hauptsache dasselbe zu sagen, doch sind hier einige Punkte der Aufklärung noch bedürftig. Die Pilze erscheinen hier auf der Hautoberfläche in der Gestaltung gewöhnlicher Saprolegnien; sie liessen sich auch, durch Auftupfen, auf todte Fliegen übertragen und auf diesen weiter cultiviren. Ihre Gonidien werden aber als immer bewegungslos beschrieben. Hierdurch wird schon die Saprolegnia-Bestimmung eigentlich in Frage gestellt; jedenfalls ist es aber ganz unsicher, ob es sich um einen Fall facultativen Parasitismus von regulär saprophytischen Formen handelt oder um eine oder mehrere besondere, specifisch parasitische Arten.

§ 106. Als Pilze der Hautkrankheiten sind vorzugsweise bekannt: Achorion Schoenleinii Remak, der Pilz des Favus; Trichophyton tonsurans Malmsten, der Pilz des Tinea oder des Herpes tonsurans, nach Köbner identisch mit jenem der Sycosis oder Mentagra parasitica (Microsporon Audouini u. M. Mentagrophytes Rob); Microsporon furfur Rob., der Pilz des Pityriasis versicolor [1]). Diese Pilze können als Parasiten die Haut verschiedener Säugethiere und Vögel bewohnen. Sie wuchern in und unter der Epidermis, in den Haarbälgen und Haaren. Auf der Haut des Menschen characterisirt ihr Auftreten die obengenannten Erkrankungsformen. Trichophyton tonsurans ist auch auf Rindern, Pferden, Hunden, Kaninchen, Achorion auf der Hausmaus, dem Kaninchen, dem Kopfe des Haushuhns beobachtet worden; Microsporon furfur von Köbner, nach Impfung, auch auf Kaninchen. Sie lassen sich durch Aussaat ihrer Sporen von einem Individuum auf andere, von Menschen auf Thiere und umgekehrt übertragen, und mit ihrer Entwickelung tritt die jeweils characteristische Krankheit auf. Die Uebertragung durch Inoculation,

---

1) Remak, Diagnost. u. Pathogen. Untersuchungen. Berlin 1845, p. 193.
Köbner, Ueber Sycosis etc. Virch. Arch. Bd. XXII (1861), p. 372.
——, Klinische u. experimentelle Mittheilungen aus d. Dermatologie u. Syphilidologie. Erlangen 1864.
Strube, Exanthemata phyto-parasitica eodemne fungo efficiantur. Diss. inaugur. Berolin. 1863.
J. Lowe, On the identity of Achorion Schönleinii and other veg. parasites with Aspergillus glaucus. Ann. Mag. nat. History 2. Ser. vol. 20 (1857), p. 152.
W. Tilbury Fox, Skin Diseases of parasitic origin. London 1863.
Kleinhans, Die parasitären Hautaffectionen. Erlangen 1864.
P. J. Pick, Unters. über die pflanzlichen Hautparasiten. Verhandl. d. Zoolog-Botan. Gesellsch. in Wien, Bd. XV, (1865).
J. Peyritsch, Beitr. z. Kenntniss d. Favus. Medicin. Jahrb. Bd. XVII (Wien 1869) Heft II, p. 61.
P. Grawitz, Virchow's Archiv, Bd. 70, p. 546.
Ed. Lang, Vers. einer Beurtheilung d. Schuppenflechte; in Vierteljahrschrift f. Dermatologie u. Syphilis 1878, p. 333 u. Vorläuf. Mittheil. üb. Psoriasis. Ber. d. naturw. Med. Vereins z. Innsbruck, VIII, 1878.

kann auf gesunde Individuen mit Erfolg stattfinden; doch scheinen gewisse, hier nicht zu discutirende Prädispositionen des Patienten die Entwickelung zu begünstigen oder zu hindern.

In und auf den befallenen Hauttheilen kennt man von diesen Pilzen nur septirte Mycelfäden, deren Zweige sich der Quere nach zu Reihen oder Ketten keimfähiger Sporen zergliedern, etwa wie bei Oidium lactis oder den Reihengemmen von Mucor (S. 72, 167). Auch bei Aussaat der frischen Sporen in Nährlösungen erwachsen aus den alsbald getriebenen Keimschläuchen wiederum nur Mycelien mit der soeben beschriebenen Sporenbildung. Und zwar verhalten sich in dieser Beziehung nach Grawitz Achorion, Trichophyton und Microsporon gleich bis auf Grössenunterschiede. Indem Grawitz letztere aus Ernährungsdifferenzen erklärt, welche ja allerdings bei den gleichen Species bedeutende Grössendifferenz bedingen können, hält er die drei genannten Formen für einer und derselben Pilzspecies zugehörig. Und weiter identificirt er diese mit dem Oidium lactis theils auf Grund der Aehnlichkeit der in Nährlösung erzogenen Formen mit diesem, theils weil auch durch Impfung mit reinem Oidium Hauterkrankungen erzielt werden konnten, welche einem wenig intensiven Herpes glichen.

Die Behauptung der Zusammengehörigkeit der genannten vier Formen kann unsererseits nicht zurückgewiesen werden, dürfte jedoch noch vollständigere Beweisführung erfordern. Wie es sich damit aber auch verhalten mag, so ist schon durch den Vergleich mit dem Gemmen bildenden Mucor ausgedrückt, dass die genannten Formen unvollkommen entwickelten Zuständen anderer, mit typischen Gonidien und Carposporen bekannter Pilzspecies gleichen. Es stellt sich daher die Frage ob Organe der letztgenannten Kategorie für die Hautparasiten etwa noch aufzufinden wären. Von der dereinstigen Entscheidung dieser Frage wird dann auch die Beurtheilung der speciellen Parasitenqualitäten jener Pilze abhängen. Zur Zeit ist die Frage ungelöst, trotz zahlreicher früherer zu ihrer Lösung unternommener sogenannter Culturversuche, bei denen aus dem unreinen Material Saccharomyces, Penicillium, Eurotium und alle möglichen Schimmelformen heranwuchsen, in deren Formenkreis dann die Hautkrankheitspilze so oder anders ohne vernünftigen Grund hineingezogen wurden, wie Peyritsch längst klar gezeigt hat.

Saccharomyces albicans Reess (Oidium albicans Robin) ruft wie durch Versuche feststeht, auf der Mund-, Rachen- und Oesophagusschleimhaut zumal jugendlicher Individuen die als Soor, Aphthen, Schwämmchen, Muguet bekannte Pustel- und Schorfbildung hervor. Grawitz und Reess[1]) haben neuerdings gezeigt, dass derselbe eine langgliedrige, dem S. Mycoderma ähnliche Sprosspilzform ist, von welcher Ascosporen allerdings nicht beobachtet sind, und dass er auch als Saprophyt gut gedeiht, in Zuckerlösungen selbst schwache Alkoholgährung hervorruft, also ein facultativer Parasit ist. Ob er identisch ist mit dem S. Mycoderma des Weinkahms oder mit einer andern diesem ähnlichen Form mag dahingestellt bleiben.

1) Grawitz, Virchow's Archiv Bd. 70, p. 566 und Bd. 73, p. 147. Reess, über den Soorpilz, Sitzgsbr. d. Phys. Med. Gesellsch. zu Erlangen 9. Juli 77 u. 14. Jan. 78. — Litteratur bei Kehrer, der Soorpilz, Heidelbg. 1883.

§. 107. Actinomyces Bovis [1]) hat Harz ein von Bollinger und Israel entdecktes sonderbares Gewächs genannt, welches zumal beim Rinde, an den Kiefern, in specifisch characterisirten Geschwülsten vorkommt und zu diesen in causaler Beziehung steht, aber auch beim Schwein und beim Menschen, im Innern verschiedener Körpertheile gefunden ist [1]). In der hier nicht näher zu beschreibenden Geschwulstmasse bildet der Actinomyces gelbe, Sandkörnchen ähnliche, bis etwa ein mm grosse Körper. Die grösseren, dem blossen Auge sichtbaren derselben bestehen wohl immer aus einer Mehrzahl einzelner Actinomycesstöcke, welche durch weiches zelliges Geschwulstgewebe zusammengeklebt werden.

Der einzelne Actinomyces-Stock lässt sich wohl am anschaulichsten beschreiben als ein runder, seltener länglicher, manchmal plattgedrückter Hohlkörper mit relativ dicker Wand und engem Innenraum. Die Wand sieht aus wie ein dichtes Hymenomyceten- oder Discomyceten-Hymenium mit sehr dünnen Elementen. Sie wird nämlich aufgebaut aus Fäden, welche reich verästelt und mit ihren Aesten senkrecht zur Oberfläche, bei runder Körperform also radial gestellt sind, dicht gedrängt, schwer von einander trennbar. Viele dieser gedrängten Zweige sind gegen ihr auswärts sehendes Ende keulig verbreitert, wiederum Ascis oder schmalen Hymenomycetenbasidien sehr vergleichbar; manche torulös eingeschnürt. Die meisten endigen ziemlich gleichhoch in der glatten Aussenfläche des Körpers, einzelne ragen nach den vorliegenden Darstellungen (vgl. Ponfick, Taf. VI) manchmal weit über letztere hinaus.

Der von so beschaffener Wand umgeschlossene, wie gesagt relativ enge Innenraum des Hohlkörpers ist erfüllt von einem dichten, wirren Geflechte dünner reich verzweigter Fäden, deren Zweige mit jenen der Wand in Continuität stehen. Zwischen denselben findet man wenigstens in manchen Exemplaren, rundliche oder längliche, den Fäden etwa gleichdicke Körner angehäuft, kleinen Sporen nicht unähnlich.

Die Fäden sind anscheinend homogen-protoplasmaerfüllt, selten lassen sie einzelne Körnchen oder vielleicht Vacuolen unterscheiden; Querwände sind zweifelhaft und bestritten. Sie erreichen in den breitesten keuligen Anschwellungen welche ich finden konnte eine Breite von höchstens 2—3 μ, im übrigen kaum den dritten Theil hiervon. — Manchmal finden sich die Actinomycesstöcke verkalkt.

Nach dem Bau der Stöcke ist allerdings die Ansicht annehmbar, dass der Actinomyces ein pilzartiges Gewächs ist. Eine nähere Aehnlichkeit mit gut

---

1) Bollinger, Ueber eine neue Pilzkrankheit beim Rinde. Centralbl. f. med. Wiss. 1877, Nr. 27.

J. Israel, Neue Beob. v. Mycosen des Menschen. Virchow's Archiv Bd. 74 (1878). Ibid. Bd. 78.

O. Harz, Actinomyces Bovis. Deutsche Zeitschr. f. Thiermedicin. 1. Supplementheft (1878) p. 125. Vgl. auch ibid. p. 45.

E. Ponfick, Die Actinomycose d. Menschen. Berlin 1882.

Johne, Die Actinomycose. Deutsche Zeitschr. f. Thiermedicin. Bd. VII, (1882) p. 141, Taf. 8—10.

Pusch, Ueber Lungenactinomycose. Archiv f. wiss. u. pract. Thierheilkunde, Bd. IX (1883) p. 447. Hier ausführlichste Litteraturangaben.

bekannten Pilzen besitzt er aber nicht. Es ist daher nicht möglich, ihm eine Stelle im System anzuweisen, und ebensowenig, sich nach Analogie bekannter Pilzformen eine sichere Vorstellung zu bilden über seine Wachsthums- und Entwickelungsgeschichte. Culturversuche ausserhalb des Thierkörpers haben kein irgend nennenswerthes Resultat über seine Entwickelung ergeben. Was man darüber auszusagen vermag, gründet sich lediglich auf die an dem lebenden, resp. getödteten actinomycotischen Thier gewonnenen Befunde. Nach den Versuchen von Ponfick und besonders von Johne ist als möglich anzunehmen, dass der Actinomyces wächst, denn nach Impfung von frischem Material unter die Haut oder in Körperhöhlen von Rindern wurden bei diesen, auch an von den Impforten fernen Körpertheilen, die specifischen, Actinomyces enthaltenden Geschwülste erzeugt. Dass die letzteren neu erwachsene und nicht die durch die Impfung eingebrachten Individuen selbst waren, ist allerdings nicht bewiesen, soll aber nicht bestritten werden. Die Erzeugung der Actinomycose durch Einimpfung von Actinomyces ist jedenfalls ausser Zweifel. Wie das eventuelle Wachsthum erfolgt, davon kann man sich zwar Vorstellungen machen, von denen aber keine sicher begründet ist.

Die Autoren fanden an frischem Material öfters die keulenförmigen Elemente der Wandschicht losgelöst und an ihnen besonders von ihrem basalen Theile ausgehend keulenförmige Sprossungen in Mehrzahl, so dass das Ganze handförmig gelappte Form hat; es können daher jene Keulen, oder auch, wie angegeben wird, quer abgegliederte Stücke derselben, für Sporen (»Gonidien, Conidien«) gehalten werden, durch deren Sprossung resp. Verzweigung ein neuer Stock entstehen mag. Andererseits ist an jene in dem Innenraum zuweilen vorkommenden runden Körper zu denken, welche Sporen sein könnten, und das Vorkommen kleiner Stöcke zu beachten, welche nur aus den dünnen Fäden wenigstens der Hauptsache nach bestehen und deren Entstehung durch die Sprossung der Keulen nicht erklärt wird. Alle diese Befunde lassen aber über die wirkliche Wachsthumsgeschichte doch vollkommen im Ungewissen.

Das Misslingen der Culturversuche ausserhalb des Thierkörpers führt, unter der Voraussetzung, dass es sich wirklich um eine Pflanze handelt, zur Annahme obligaten Parasitismus dieser. Aber auch hierüber kann man zweifelhaft sein. Die Erfahrungen der Pathologen hatten nämlich, zunächst nur auf Grund des örtlichen Auftretens der Actinomyces-Geschwülste, wahrscheinlich gemacht, dass Mund- und Schlundoberfläche, eventuell kleine Wundstellen derselben, die spontanen Eintritts- und Angriffsorte des präsumptiven Parasiten in den Thierkörper seien und dass dieser mit dem Futter an jene Orte gebracht werde. Johne hat nun gefunden, dass in den Tonsillentaschen von Schweinen, auch von Actinomycose ganz freier Thiere, sehr oft stachelig rauhe Pflanzentheilchen, wie Getreidegrannenstücke und dergl. stecken, welchen Actinomyces-Stöcken ähnliche Pilzkörper reichlich anhaften. Die Bedeutung aller dieser Dinge kann erst durch fernere Untersuchung aufgeklärt werden.

Einem parasitischen Pilze, Chionyphe Carteri von Berkeley genannt, wurde die Erzeugung einer als Madura-Krankheit beschriebenen eigenthümlichen Erkrankung zugeschrieben, welche in manchen Districten Indiens endemisch ist und in perniciöser

Geschwulstbildung und Degeneration von Füssen und Händen besteht [1]. Genauere Untersuchung hat gezeigt, dass es mindestens zweifelhaft ist, ob besagte Krankheit überhaupt mit einer Pilzbildung in ursächlichem Zusammenhange steht. In den Geschwülsten sind Pilzelemente nach den neueren Angaben überhaupt inconstant vorhanden, und die Zusammengehörigkeit derselben mit der bei Cultur auf Reisbrei erhaltenen Form, welche den Namen Chionyphe führt, entbehrt jeder Spur von Begründung. Was jene Chionyphe selbst ist, dürfte schwer zu sagen sein.

Die vielfach beschriebenen Vorkommnisse von Pilzen in Eiern sind Specialfälle saprophytischer Vegetationen, und daher hier von der Betrachtung auszuschliessen.

Pflanzenbewohnende Parasiten.

a. Facultative Schmarotzer.

§ 108. Unter den pflanzenbewohnenden Parasiten besteht auch in den Lebensanpassungen eine weit reichere Mannichfaltigkeit als bei den thierbewohnenden.

Ein ganz allmählicher Uebergang von den Saprophyten her wird zunächst vermittelt durch den facultativen Parasitismus mancher saprophystischer Schimmelpilze, welche das Faulen der Obstfrüchte verursachen — nicht das Teigwerden von Birnenfrüchten, welches ohne Pilzhülfe erfolgt. Diese Erscheinungen sind 1866 von Davaine [2], später auch von Brefeld [3] untersucht worden. Mucor-Species (M. stolonifer, racemosus), Penicillium glaucum, Trichothecium roseum u. a. vermögen in gesunde saftige Obstfrüchte einzudringen, in diesen zu vegetiren und die Fäulniss hervorzurufen. Ohne die Pilze bleibt letztere aus. Werden Sporen bei zur Keimung hinreichender Feuchtigkeit auf die intacte Oberfläche derbhäutiger Früchte wie Aepfel, Birnen gesät, so dringen die Keimschläuche nicht oder nur schwer ein; leicht dagegen bei Aussaat auf excoriirte Wundstellen. Schon erstarkte Mycelien vermögen leichter durch die intacte Haut zu dringen. Je weicher die genannten Früchte aus anderen Ursachen schon geworden sind, um so leichter erfolgt das Eindringen; dünnhäutige Früchte wie Erdbeeren, Himbeeren werden dementsprechend leicht befallen. Aehnliches Verhalten wie bei den derbhäutigen Früchten fand Davaine für die Vegetationsorgane succulenter Pflanzen, wie Sempervivum, Mesembryanthemum, Stapelia. Die an den Früchten beobachteten Erscheinungen zeigen, dass die Pilzentwickelung hier um so leichter erfolgt, je mehr die Lebensenergie der zu befallenden Theile sich ihrer unteren Grenze nähert und hiermit die Bedingungen saprophytischer Vegetation eintreten.

In characteristischerer Form tritt die parasitische Seite der Vegetation bei zahlreichen anderen facultativ parasitischen Pflanzenbewohnern auf, je nach

1) H. J. Carter. in Ann. Magaz. nat. Hist. 1862 (IX) p. 442. Journ. Linn. Soc. Vol. VIII. (1865).
M. J. Berkeley, Journ. Linn. Soc. VIII. (1865).
H. V. Carter, Mycetoma or the fungus disease of India. London 1874.
Hirsch, in Virchow und Hirsch's Medic. Jahresber. X, 1 (1875) p. 437. XI, 1 (1876) p. 382.
Lewis and Cunningham, The fungus disease of India. Calcutta 1875.

2) Recherches sur la pourriture des fruits. Comptes rend. T. 83, p. 277, 344.

3) Sitzg. d. Naturf. Freunde zu Berlin 21. Debr. 1875. Vgl. Bot. Zeitg. 1876, p. 281.

dem Einzelfall in mannichfachen Nüancen. Die Sclerotinien, Pythien, Nectrien, Hartig's baumzerstörende Hymenomyceten seien als Beispiele hier etwas näher betrachtet. Zahlreiche andere Pilze, z. B. Pleospora-Cladosporium und verwandte Formen' werden ihnen bei eingehenderer Untersuchung anzuschliessen sein.

Von den Sclerotinien kann zunächst Scl. Sclerotiorum (vgl. S. 32, 56, 236) ihren ganzen Entwickelungsgang als Saprophyt durchmachen und findet hierzu auf todten Pflanzentheilen spontan Gelegenheit. Sie kann aber auch bestimmte lebende gesunde Pflanzen und Pflanzentheile als Parasit befallen und alsdann zerstören. Um des Parasitismus fähig zu werden, bedarf sie aber, soweit die Erfahrung reicht, immer eines saprophytischen Anfangsstadiums. Die verwandte, Klee zerstörende Scl. ciborioides zeigt ähnliches Verhalten.

S. Fuckeliana neigt mehr auf die Seite der Saprophyten, ihre gonidientragenden sowohl wie sclerotienbildenden Mycelien bewohnen ganz vorzugsweise todte Pflanzentheile, zumal verwesendes Laub u. dergl. Doch ist sie andererseits auch ganz vorzugsweise betheiligt bei dem Faulmachen saftiger Früchte, und, nach den Erfahrungen welche jedes Gewächshaus ergibt, werden genauere Untersuchungen zeigen, dass das Mycelium, einmal bis zu gewissem Grade erstarkt, auch als Parasit lebende Pflanzen angreift und tödtet.

Ich habe schon früher (1. Aufl. p. 215) von dem Vegetationsverhältniss der P. Sclerotiorum eine allerdings sehr unvollständige Andeutung gegeben und die angegebenen Thatsachen damals auch zum Theil missverstanden. Neuere Beobachtungen gestatten ein besseres Verständniss und dürfen hier wohl etwas ausführlicher besprochen werden. Die reifen Ascosporen keimen in reinem Wasser, mit kurzen, in der Weiterentwickelung bald stille stehenden Schläuchen; in geeigneter Nährlösung, z. B. Weinmost und auf reifen saftigen Beerenfrüchten, wachsen diese zum kräftigen sclerotienbildenden Mycelium heran, und dasselbe findet statt nach Aussaat auf todte Pflanzentheile, nach Brefeld auch auf Brod. Sät man die Sporen z. B. auf ein durch heisses Wasser getödtetes Stück Mohrrübe (Daucus) so erhält man üppigen Pilz; auf der feuchten Fläche nicht getödteter Stücke derselben Rübe aber kommt es, wie in einfachem Wasser, nur zur Bildung kurzer Keimschläuche und diese dringen in das lebende Gewebe, auch an Wundflächen, nicht ein, man kann die besäten Stücke wochenlang frisch erhalten. Nimmt man dagegen zur Infection des gesunden Stückes Keimschläuche, welche in Nährlösung nur etwas herangewachsen sind — für das blosse Auge noch kaum sichtbar, ein bestimmtes Maass lässt sich nicht angeben, — so dringen sie sofort in das lebende Gewebe, tödten dieses und bilden Mycelium und Sclerotien; Stücke älteren Myceliums leisten das Gleiche. Dieselben Resultate erhält man mit den verschiedenartigsten Pflanzentheilen, je nachdem sie lebend oder getödtet sind und mit Sporen resp. schon etwas herangewachsenen Keimschläuchen inficirt werden. Ohne vorherige saprophytische Ernährung sah ich — im Gegensatz zu nachher noch zu nennenden anderen Angaben — nie einen Keimschlauch in lebendes Gewebe eindringen.

Nun findet man andererseits Scl. Sclerotiorum als Parasiten auf lebenden Culturpflanzen, auch abgesehen davon, dass er in Kellern die Rübenvorräthe oft zerstört. Ich sah ihn, in der Gegend von Bregenz zwei Jahre hintereinander, die Bohnenfelder (Phaseolus vulgaris-Sorten) eines Gartens vernichten und eine neuerdings von Prillieux aus Algier berichtete Erscheinung[1]) gehört wohl auch hierher. Ausserdem befällt er mit Vorliebe Zinnia elegans und die Petunien. Sucht man von diesen bevorzugten Species gesunde Exemplare, selbst ganz junge Keimpflänzchen, mit in reinem Wasser keimenden Sporen

---

1) Comptes rend. T. 99 (1882) p. 1368.

zu inficiren, so erhält man immer dasselbe negative Resultat wie bei den Mohrrüben, die Pflanzen bleiben intact. Zusatz einer ganz geringen Menge Nährstofflösung dagegen lässt die Sporenkeimschläuche alsbald soweit erstarken, dass sie an beliebigen Orten in die Pflanzen eindringen und dann zu Mycel heranwachsen, welches diese ganz durchwuchert, zerstört und Sclerotien bildet wenn nicht, wie bei den Keimpflänzchen, die Nährstoffmenge hierfür unzureichend ist. Aelteres kräftiges Mycelium thut auch hier das Gleiche. Bei den im Boden wurzelnden spontanen Pflanzen kann man leicht sehen, wie der Pilz in der Regel an der Bodenoberfläche in den Stengel eindringt und, die Wurzel intact lassend, in den Geweben der oberirdischen Theile emporsteigt, zumal in den Parenchymmassen. Die ganze Pflanze wird in dieser Weise getödtet und vertrocknet dann mit bleicher strohartiger Färbung. Auf die Oberfläche braucht der Pilz hierbei gar nicht vorzutreten; er bleibt thatsächlich oft ganz im Innern und bildet alsdann seine Sclerotien, in Form cylindrischer oder prismatischer Körper, innerhalb des getödteten Marks, zumal in der Nähe der Knoten, bei Phaseolus auch in den Früchten, zwischen den jungen Samen; bei Zinnia füllt er gerne das Receptaculum mit einem entsprechend conisch gestalteten Sclerotium aus. In sehr feuchter Umgebung kann das Mycelium aber auch mehr oder minder reichlich aus der Oberfläche der befallenen Pflanze hervorbrechen, in Form weisser Flocken und Büschel, und kann dann auch hier Sclerotien bilden oder auf das mit ihm in Berührung kommende Laub benachbarter Stöcke übergehen und diese dann von oben anfangend zerstören. Zumal an dicht bestandenen Bohnenfeldern tritt diese Erscheinung höchst auffallend ein.

Alle diese Erscheinungen lassen sich künstlich in Topfculturen mit Leichtigkeit hervorbringen. Man braucht nur an die Basis der zu inficirenden Pflanze ein wenig Mycelium zu bringen, welches aus Sporen erwachsen und in der vorhin angegebenen Weise infectionstüchtig gemacht ist und die Cultur nicht zu trocken zu halten. Ein wenig todte Pflanzensubstanz, z. B. ein Stück eines abgestorbenen Laubblatts, genügt, wie Versuche gelehrt haben, um aus Sporen infectionstüchtige Mycelanfänge zu erhalten. Die Gelegenheit hierfür ist daher auf einem mit Vegetation bestandenen feuchten Boden überall gegeben wo die Sporen hinkommen. In jenem Bohnengarten liessen sich auch noch die aus vorjährigen Sclerotien spontan erwachsenen Früchte auffinden, welche die Sporen lieferten.

Bei der saprophytischen Ernährung entwickelt sich der Pilz auf allen angewendeten todten Pflanzentheilen, wenn auch nach den dargebotenen Nährstoffmengen quantitativ ungleich. Dagegen befällt er als Parasit bei weitem nicht alle beliebigen Phanerogamen. Auf den Pflanzen einer feuchten Wiese, welche hart an obengenannte Bohnenfelder angrenzt, habe ich z. B. bei wiederholtem aufmerksamem Suchen keine Spur von ihm finden können. Von Culturpflanzen zeigten sich schon in jenem Garten eine Sorte Phaseolus vulgaris-Bohnen, trotz der directen Nachbarschaft der andern, nur ganz wenig von dem Pilze belästigt. Infectionsversuche ergaben weiter, dass besonders Phas. multiflorus meistens gar nicht ergriffen wurde; in anderen Exemplaren wuchs der Pilz nur kümmerlich, in einzelnen, sehr feucht gehaltenen Keimpflanzen dagegen kräftig. Lebende Brassica-Pflanzen (B. Rapa, Napus, oleracea) blieben immer intact, sowohl junge Sämlinge als blühbare Stöcke. Weitere Details sollen anderswo beschrieben werden.

Hier ist nur noch zu sagen, dass die Hyphen des Pilzes einmal infectionstüchtig geworden, die Wände der oberflächlichen lebenden Zellen durchbohrend eindringen und im Innern unterschiedslos in und zwischen und quer durch die Zellen der lebenden Gewebe wachsen und dieselben dann rasch tödten. Die Infectionstüchtigkeit offenbart sich durch die Fähigkeit, die Membranen zu durchbohren und hierbei tritt augenscheinlich eine Auflösung letzterer in den Durchbohrungsstellen ein. Es ist somit sehr wahrscheinlich, dass die Infectionstüchtigkeit abhängt von dem Vorhandensein einer membranlösenden Substanz, wohl eines Ferments, und dass diese erst in hinreichender Menge gebildet und ausgeschieden wird, wenn der Keimschlauch der Spore genügend ernährt und herangewachsen ist.

Mit den vorstehenden Angaben über die Infectionstüchtigkeit der Sc. Sclerotiorum stehen andere, zumal die in Frank's Pflanzenpathologie p. 530 ff. mitgetheilte in Widerspruch; nach diesen würde besonders die Infectionstüchtigkeit dem jungen Keimschlauch

ohne weiteres zukommen und Brassica-Pflanzen sofort ergriffen werden. Diese Differenz könnte, bei beiderseits richtiger Beobachtung darin ihren Grund haben, dass unter dem Namen P. Sclerotiorum verschiedene einander ähnliche aber in der Vegetationsweise von einander abweichende Species confundirt sind. Die Discussion hierüber würde zu weit führen und mag anderer Gelegenheit vorbehalten sein.

Unter einer Anzahl genauer untersuchter Arten von Pythium[1]) befällt Hesse's P. de Baryanum als Parasit lebende gesunde Pflanzen, und zwar sowohl mit seinen in Wasser erwachsenen Keimschläuchen als mit den Zweigen des erstarkten Myceliums. Es erreicht nicht minder gut seine volle Ausbildung auf todter Pflanzensubstanz und todten Thierkörpern, ist also Saprophyt und Parasit ex aequo. In letzterer Eigenschaft dringt es in die Zellen der verschiedensten Dicotylen- und Monocotylen-Species, von Farnprothallien, lässt dagegen Spirogyren und Vaucherien unberührt. Auch von manchen Phanerogamen wird letzteres angegeben, bedarf jedoch noch der Bestätigung. Unter den Phanerogamen-Wirthen ergreift es besonders leicht und häufig die wasserreichen jungen Sämlinge, z. B. von Cruciferen, Amarantus, occupirt und zerstört dieselben rapid und vollständig. Erwachsene Landpflanzen werden gewöhnlich minder leicht ergriffen und mehr local geschädigt; doch kann man auch an diesen rapide Zerstörung durch den Pilz hervorrufen, wenn man sie unter Wasser bringt.

Andere, nahe verwandte Pythien sind, soweit die Erfahrung reicht, theils reine Saprophyten, theils facultativ parasitisch innerhalb enger Grenzen. P. intermedium, megalacanthum wachsen in todten Pflanzentheilen als Saprophyten. Lebende Phanerogamen, auch die für P. de Baryanum empfänglichsten jungen Sämlinge liessen sie stets absolut intact; P. intermedium befällt dagegen Farnprothallien leicht und tödtet sie schnell; P. megalacanthum wurde in solchen nur selten zum Eindringen und zu langsamer Entwickelung gebracht.

Nectria cinnabarina[2]) ist eine der verbreitetsten Saprophyten-Erscheinungen auf todtem Laubholz. Ihre hellrothen Polster brechen z. B. in Menge aus der Rinde von Aesten hervor, welche der Frost im Winter zuvor getödtet hat. Ihre Keimschläuche lassen auch die lebende Oberfläche sowohl, wie das blossgelegte lebende Rinden- und Bastgewebe intact. Kommen sie dagegen auf eine das Holz treffende Wundfläche, so dringen sie in dieses ein, das Mycelium wächst rasch in den Gefässen aufwärts, bewirkt Zersetzung des Holzkörpers, in Folge hiervon mehr oder minder ausgedehntes Absterben ganzer Zweig- oder Stammstücke, und in der todten Rinde dieser findet dann die Weiterentwickelung und Fructification des Pilzes statt. So wenigstens bei Acer, Tilia und Aesculus. Andere Gehölze ergaben zweifelhaftes oder negatives Resultat.

N. Cucurbitula Fr.[3]) entwickelt, in Nährlösungen aus Sporen erzogen, gonidientragendes Mycelium. Ob diese Species bei solch saprophytischer Lebensweise bis zur Perithecienbildung gelangen kann, ist zweifelhaft. Auf

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1881, p. 531 ff.

2) H. Mayr, Ueber d. Parasitismus v. Nectria cinnabarina. Unters. a. d. Forstbotan. Institut zu München III.

3) R. Hartig, Ibid. I, p. 88.

Wundflächen der lebenden Fichtenrinde dagegen dringen die Keimschläuche in das lebende Gewebe, verbreiten sich, während der successiven Vegetationsperioden schnell — in longitudinaler Richtung bis auf 10 cm während einer Vegetationsperiode — um das befallene Gewebe zu tödten und schliesslich die aus der Oberfläche vorbrechenden Perithecien zu bilden. Hagelschlag-, auch Schneebruchwunden und besonders die Frassstellen des Fichtenrindenwicklers Grapholitha pactolana liefern im Freien dem in grossem Maasse schädlichen Pilze die gewöhnlichen Angriffsorte.

In den hier in Betracht kommenden Einrichtungen stimmt mit der letztgenannten Species nahe überein N. ditissima Tul., der Pilz des Krebses der Laubbäume, auch des Apfelbaumes[1]. In Wundstellen der lebenden Rinde eingedrungen verbreitet sich der Pilz langsam in dieser und auch in dem angrenzenden Theile des Holzes, die befallenen Theile werden durch ihn zerstört und vertrocknen, soweit sie aus saftigem Gewebe bestehen, während sich in ihrem Umkreis, in successiven Vegetationsperioden centrifugal fortschreitend, wulstige Ueberwallungen bilden und in Folge dieser und des successiven theilweisen Vertrocknens missgestaltete, später ebenfalls theilweise absterbende Anschwellungen, mit vertiefter abgestorbener Mitte. An der noch saftführenden Umgebung dieser Geschwülste treten Gonidien und Perithecien aus den Periderm hervor.

Eine hervorragende Stelle unter den facultativen Parasiten nehmen eine Anzahl holzverderbender Hymenomyceten ein. Als typisches Beispiel derselben sei zunächst der Hallimasch, Agaricus melleus genannt. Man weiss von demselben, durch die von Brefeld ergänzten Arbeiten R. Hartig's[2], dass die Sporen auf todten pflanzlichen Substraten keimen und das durch die characteristische Strang- oder Rhizomorphen-Form ausgezeichnete Mycelium bilden. Dieses vermag sich saprophytisch zu entwickeln und zu fructificiren, spontan in und an todtem Holz, Baumstrünken, hölzernen Brunnenröhren etc. Die Stränge dringen aber nicht minder vom Boden aus durch die unversehrte lebende Rinde in die Wurzeln lebender gesunder Bäume, zumal unserer Nadelhölzer, zerstören die Innenrinde und wachsen dann auf ihre Kosten zu den oben beschriebenen subcorticalen Hautausbreitungen aus, von denen weiterhin Hyphen durch die Markstrahlen ins Holz dringen. Indem das Mycel sich an diesen Orten, im Stamme aufsteigend, verbreitet, wird das lebende Gewebe und schliesslich der ganze Baum getödtet. Die Verbreitung des Pilzes von Baum zu Baum mittelst der im Boden wuchernden Mycelstränge wurde schon oben besprochen. Die dem Absterben vorangehenden Krankheitserscheinungen bei den Nadelhölzern werden als »Harzsticken, Harzüberfülle« bezeichnet, und die mit der Verbreitung des Pilzes fortschreitenden Zersetzungserscheinungen des Holzes sind in Hartig's trefflichen Darstellungen nachzusehen.

Dem A. melleus in der Lebensweise und Wirkung am ähnlichsten ist der die Nadelhölzer von den Wurzeln aus angreifende und tödtende Trametes radiciperda Hartig's (Polyporus annosus Fr.). Die Rhizomorphenstränge fehlen ihm.

---

1) R. Hartig, l. c. I, 109. R. Göthe, in Thiel's Landw. Jahrb. IX (1880) p. 837.

2) Vgl. oben, S. 24.

Das fädige Mycelium dringt in die unversehrte Wurzelrinde von aussen ein, wenn es direct aus Sporen erwachsen, oder, was vorzugsweise die Verbreitung des Pilzes fördert, im feuchten Boden aus einer befallenen Wurzel hervorgewachsen ist und eine damit in Berührung stehende gesunde getroffen hat. Infectionstüchtige Keimschläuche treibt der Pilz, nach den vorliegenden Angaben, in feuchter Umgebung binnen 24 Stunden. Ob er als reiner Saprophyt auf todtem Holze wachsen und zur vollkommenen Ausbildung kommen kann, ist noch zweifelhaft, nach einigen Beobachtungen Hartig's jedoch wahrscheinlich. Jedenfalls aber steht er nach den an ihm bekannten Erscheinungen mehr auf Seiten der streng als der facultativ parasitischen Anpassung.

R. Hartig hat uns ausserdem eine ganze Reihe von Hymenomyceten als Erzeuger von jeweils in specifischer Form auftretenden Zersetzungen des lebenden Holzes und hierdurch als Baumtödter kennen gelehrt. Von Nadelhölzern Trametes Pini, Polyporus fulvus, P. vaporarius, mollis, borealis; von der Eiche Hydnum diversidens, Thelephora Perdix, Polyporus sulfureus, igniarius, dryadeus, Stereum hirsutum. Dass sich diesen in den bezeichneten Eigenschaften zahlreiche andere Holzverderber anschliessen werden, ist vorauszusehen.

Mit Ausnahme des in dieser Beziehung zweifelhaft gebliebenen P. mollis, greifen alle diese Pilze das Holz von blossgelegten Wundflächen aus an, sie dringen nicht in die intacte Rinde.

Es ist daher wahrscheinlich, dass sie zunächst durch die Zersetzungsproducte der beim Blosslegen getödteten oberflächlichen Wundschichte ernährt und infectionstüchtig werden, also in ähnlicher Weise wie die Sclerotinien facultative Parasiten sind. Strenge Versuche hierüber fehlen allerdings noch. Von Stereum hirsutum ist aber andererseits so gut wie sicher, dass es als Saprophyt an todtem Holze häufig zur vollen Ausbildung gelangt. Von den anderen genannten Arten liegen hierüber keine bestimmten Erfahrungen vor.

b. Obligate Schmarotzer.

§ 109. O b l i g a t e p f l a n z e n b e w o h n e n d e n Parasiten enthalten die meisten in Cap. V. besprochenen Gruppen in reicher Menge, wie aus den dort gegebenen Darstellungen, auf welche verwiesen sei, schon ersichtlich ist. Auch innerhalb dieser Kategorie kehrt die reichste Abstufung wieder von der exclusivsten Parasitenanpassung bis zu Lebenseinrichtungen, bei denen man fast ebensogut von facultativem Parasitismus wie von o b l i g a t e n, aber f a c u l t a t i v s a p r o p h y t i s c h e n P a r a s i t e n reden kann. Die Gruppe der Peronosporeen liefert hier wiederum ein anschauliches, den Uebergang vom facultativen Parasitismus vermittelndes Beispiel in der Phytophthora omnivora [1]. Dieser Pilz befällt als zerstörender Endophyt vielerlei lebende Phanerogamen, wie Fagus, zumal junge Buchensämlinge, Sempervivum, Oenothoreen u. s. f. Andere Phanerogamenspecies lässt er intact; so besonders Solanum tuberosum und Lycopersicum. Er wird in seiner Entwickelung um so mehr gefördert, je grösser der relative Wassergehalt der Wirthpflanze, selbst wenn dieser über

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1881, p. 585.

die Grenzen des normalen, gesunden Zustandes in den pathologischen übergeht, wie beim Untertauchen genannter Landpflanzen unter Wasser. In den befallenen Wirthpflanzen erreicht er mit meist sehr reichlicher Oosporenbildung seine Entwickelungshöhe, nachdem jene von ihm getödtet sind. Auf todten organischen, selbst thierischen Körpern im Wasser kann er auch wachsen und üppig Gonidien bilden, ohne aber, soweit beobachtet, zur Oosporenbildung zu gelangen. Besonders auf Grund letzterer Thatsache ist er am besten zu den facultativen Saprophyten zu stellen. — Für seinen nächsten Verwandten, die Ph. infestans der »Kartoffelkrankheit« gilt ähnliches, mit der Einschränkung, dass bei dieser die parasitische Anpassung schärfer hervortritt.

Nach denselben Erwägungen wie Ph. omnivora werden die Mucorinen Piptocephalis, Syncephalis und Chaetocladium, für welche der Ausdruck facultative Parasiten zuerst aufgebracht wurde, facultative Saprophyten zu nennen seien. Sie lassen sich zwar aus ihren Sporen in Nährlösung saprophytisch erziehen bis zu reichlicher Gonidienbildung, erreichen aber, nach den vorliegenden Untersuchungen, ihre durch die Zygosporen gegebene volle Ausbildung nur dann, wenn sie in der beschriebenen Weise auf anderen Mucorinen parasitisch leben.

Facultative Saprophyten müssen ferner jene Ustilagineen (vgl. S. 193) genannt werden, deren Keimpflänzchen in Sprosspilz- oder Hyphomycetenform in Lösungen organischer Körper zu vegetiren vermögen. Die saprophytische Facultas tritt aber hier gewaltig zurück gegen die parasitische Lebensweise, welch letztere die Production der Dauersporen und ihrer Träger, die eigentlich charakteristische Entwickelung ermöglicht. Das gilt auch dann, wenn die von Brefeld[1]) in Nährlösungen an dem saprophytischen Mycelium von Tilletia Caries reichlich erhaltenen, intercalar abgegliederten runden Zellen wirklich die Eigenschaften von Tilleta-Dauersporen haben, was durch die Beobachtung ihrer Keimung zu erweisen wäre, in Ermangelung dieser Beobachtung aber unerwiesen bleibt; zumal auch die charakteristische Oberflächensculptur der Sporenmembran von T. Caries an den Culturproducten nicht mehr als »deutlich gesehen werden konnte«. Bei der Mehrzahl der beobachteten Species geht die saprophytische Entwickelung nicht über die Production von Gonidien hinaus, von denen angenommen werden kann, aber auch erst noch bestimmt nachzuweisen ist, dass sie eventuell infectionstüchtige Keime bilden und mittelst dieser die Nährpflanze befallend in die parasitische Lebensweise zurückkehren — etwa wie dies für Cordyceps oben (S. 401) dargestellt ist.

Den Ustilagineen ganz ähnliches Verhalten zeigen nach den S. 287 u. 353 beschrieben Thatsachen Exobasidium und Exoascus.

Das Beispiel von Cordyceps führt weiter zur Anführung von Claviceps, welcher Gattung sich auch in den hier in Rede stehenden Beziehungen Epichloe typhina nahe anschliesst. Die Gonidien (vielleicht auch die Ascosporen) dieser Pilze können wie oben, S. 247 beschrieben ist, zu kleinen wiederum Gonidien bildenden Mycelien heranwachsen. Aehnliches Verhalten, also facultativer Saprophytismus in mancherlei Abstufungen ist für parasitische Asco-

1) Hefepilze p. 150.

myceten voraussichtlich eine oft wiederkehrende, in den Einzelfällen meist noch näher nachzuweisende Erscheinung.

Von streng obligaten Parasiten dürften nach den gegenwärtigen Kenntnissen, unter den Ascomyceten die Lichenenpilze zuerst zu nennen sein; sodann die Erysipheen, Polystigma (§ 63). Von dem reichen Parasitencontingent welches die Hysterineen- und Phacidieengruppe liefert, bleiben die bezüglichen Verhältnisse noch näher zu untersuchen. Von anderen Gruppen liefern die Peronosporeen auch in diese Kategorie exqusite Fälle; jedenfalls die meisten Peronospora- und alle Cystopusarten sind streng parasitisch, sie machen ausserhalb der Wirthpflanze nur die ersten Keimungsstadien durch. Dasselbe gilt von Protomyces und von vielen Chytridieen, welche zum Theil selbst für den Beginn der Keimung an die Oberfläche der Wirthpflanze gebunden sind (Vgl. die betr. Abschnitte von Cap. V.). Endlich ist aus der formenreichen Uredineengruppe nur strengster Parasitismus bekannt; Keimung bei geeigneter Wasserzufuhr, Weiterentwicklung nur in der geeigneten Wirthpflanze.

§ 110. Die pflanzenbewohnenden Parasiten zeigen, innerhalb der S. 385 hervorgehobenen Haupterscheinungen der parasitären Vegetation und ihrer Wirkungen, natürlich mannichfache besondere Anpassungen hinsichtlich der Wahl ihrer Wirthspecies, der Verbreitung in, auf oder mit denselben. Letzteren entspricht dann wiederum je nach den Einzelfällen verschiedene Reaction des Wirthes selbst. Mit nochmaligem Hinweis auf die früheren Abschnitte d. B. und auf die Speciallitteratur sind in diesen Beziehungen folgende Thatsachen von allgemeinem Interesse hervorzuheben.

Was die Wahl der Wirthspecies betrifft, so gelten hier zuvörderst die S. 385 angeführten Regeln. Die meisten pflanzenbewohnenden Parasiten bedürfen zur Durchlaufung ihres ganzen Entwickelungsganges einer geeigneten Wirthspecies, wenn sie auch hierfür einen grösseren oder geringeren Spielraum haben zwischen verschiedenen Arten mehr oder minder naher Verwandtschaft. Von den für eine Pilzspecies möglichen Wirthen können die einen der Entwickelung jener förderlicher sein als andere. Cystopus cubicus z. B. gedeiht und bildet Gonidien üppig und reichlich im Laube der Tragopogon-Podospermum-, Scorzoneraarten, gelangt aber zur Oosporenbildung fast nur in letzteren, speciell Sc. hispanica; in Tragopogon fand ich nur äusserst selten Oosporen. Aehnliches findet sich bei Uredineen, Erysiphe-Arten. Von letzteren ist zumal die unserer Weinrebe[1]) in Europa nur Gonidien (Oidium Tuckeri Brk.) bildend bekannt ihre Perithecien sind vielleicht die als Uncinula spiralis beschriebenen, welche in Nordamerika auf dort einheimischen Rebspecies wachsen. Diese nach Wirthspecies ungleiche Förderung des sonst gleichbleibenden Entwickelungsganges ändert an der hervorgehobenen Erscheinung nichts. Solche Parasiten, welche auf einer geeigneten Wirthspecies ihren ganzen Entwickelungsgang durchlaufen nennt man autoecische oder autoxene. Beispiele liefern alle in vorstehenden Capiteln besprochenen Parasiten mit der einen alsbald zu nennenden Ausnahmegruppe. Es ist vielleicht nicht ganz überflüssig zu sagen,

1) Vgl. de Bary u. Woronin, Beitr. III.

dass auch von den mit reichst gegliedertem Generationswechsel versehenen Uredineen wohl die Mehrzahl, jedenfalls sehr viele Arten autoecisch sind.

So läuft z. B. die ganze Entwickelung von Uromyces Phaseolorum auf Phaseolus-Arten ab, die von Ur. appendiculatus auf Vicieen; Puccinia Tragopogonis auf Tragopogon; P. Pimpinellae auf Myrrhis oder Chaerophyllum; P. Falcariae auf Falcaria Rivini; Puccinia Violarum auf Viola-Arten u. s. w.

Im Gegensatze hierzu steht eine Anzahl aecidienbildender Uredineen. Um den Entwickelungsgang vollständig zu durchlaufen müssen sie mit bestimmten Abschnitten des Generationswechsels nothwendig die Wirthspecies wechseln, gleich den Cestoden und anderen parasitischen Würmern. Sie heissen danach heteroecische, oder besser Wohnort- oder Wirth wechselnde, metoecische oder metaxene.[1])

Ich habe die Metöcie zuerst für Puccinia graminis nachgewiesen, für welche sie, oder doch ihre Folgen, schon seit mehr als 100 Jahren den Landwirthen bekannt war, die, trotz des Widerspruches der Botaniker, die Behauptung aufrecht erhielten, Getreide werde in der Nähe von Berberitzensträuchern vom Roste, d. h. der Puccinia graminis befallen. Dieser Parasit zeigt den oben beschriebenen Pleomorphismus und Generationswechsel aecidienbildender Uredineen in seiner reichstgegliederten Form (vergl. pag. 301). Seine Teleutosporen überwintern auf den alten Halmen cultivirter und wildwachsender Gramineen, zumal Triticum repens, die Keimschläuche der im Frühling entwickelten Sporidien dringen in die Epidermiszellen von Berberis vulgaris, selten auch von Mahonien ein, und nur in diese, nie in eine Graspflanze. Sie wachsen in der Berberis rasch zu einem aecidiumbildenden, nie Uredo- oder Teleutosporen erzeugenden Mycelium heran, und die Keimschläuche der Aecidiumsporen entwickeln sich, wenn sie in die Stomata geeigneter Gramineen, und wiederum nur dieser eingetreten sind, zu dem Uredo- und Teleutosporen bildenden Mycelium. Die Keimschläuche der Uredosporen entwickeln sich ihrerseits nur in Gramineen weiter, und zwar auf die für sämmtliche Uredosporen beschriebene Weise.

Spätere Untersuchungen haben einen analogen Wirthwechsel für viele andere Species nachgewiesen.

Die Aecidien der in ihren übrigen Entwickelungsabschnitten ebenfalls Gräser resp. Carices bewohnenden P. Rubigo vera und P. coronata sind an Boragineen bei ersterer, an Rhamnus-Arten bei letzterer gebunden; die von P. Moliniae an Orchis; P. Caricis an Urtica, die der P. (Caricis) limosae an Lysimachia thyrsiflora; der Uromyces Dactylidis bildet seine Aecidien auf dem Laub gewöhnlicher Ranunculus-Arten[2]), Uredo- und Teleutosporen auf Gräsern; Uromyces Pisi die letztgenannten Organe auf Vicieeen, die Aecidien auf Euphorbia Cyparissias, das allbekannte Euphorbia-Aecidium darstellend. Nächst diesen Formen sind, wie Oersted auf Grund gärtnerischer Traditionen zuerst nachgewiesen hat, alle Gymnosporangien hierher gehörige Beispiele; ihre

---

1) Vgl. über d. Terminologie Bot. Ztg. 1867, p. 264; im übrigen die Uredineen-Litt. oben, S. 308.

2) Vgl. übrigens hierzu Cornu, Compt. rend. 1882, T. 94, p. 1731.

Teleutosporenlager bewohnen Juniperus-Arten; zur Bildung der (früher unter dem Genusnamen Roestelia beschriebenen) Aecidien siedeln sie auf Pirus und andere Pomaceen über. Die Aecidien mehrerer, Ericaceen bewohnender Arten werden auf den in ihr erstes Lebensjahr tretenden Blättern von Abietineen gebildet, und zwar die von Melampsora Göppertiana, wie Hartig zeigte, auf Abies pectinata, der Weisstanne; die von Chrysomyxa Rhododendri, dem Alpenrosenbewohner, und von Chr. Ledi auf der Fichte, Abies excelsa. Das Coleosporium der Senecio-Arten siedelt nach Wolff auf das Laub der Pinus silvestris über, um dort sein unter dem alten Namen Peridermium Pini bekanntes Aecidium zu produciren. Die übrigen derzeit bekannten, hierher gehörigen Einzelfälle finden sich in Winter's Pilzflora zusammengestellt.

Dort finden sich auch aufgezählt solche teleutosporentragende, und solche aecidientragende Formen, von denen man weiss, dass ihre infectionstüchtigen Keime nicht auf den Wirthpflanzen zur Weiterentwickelung kommen, auf welchen die Form wächst. Gleichförmige Propagation der Form auf jenen Wirthpflanzen findet bei den Aecidiumformen gar nicht, bei den teleutosporentragenden eventuell nur durch die Uredosporen statt, welche die Teleutosporen begleiten. Nach Analogie der sicher bekannten Fälle von Metöcie müssen solche Formen abgerissene Entwickelungsabschnitte metöcischer Arten sein. Ihr vollständiger Formenkreis ist noch aufzusuchen. Beispielsweise gehören hierher einerseits die meisten Melampsora-, Coleosporium-Arten, die Cronartien, auch die Hemileia vastatrix des Kaffeebaumes; andererseits die Aecidien der Fichtenzapfen, das als Peridermium elatinum bekannte, welches die Hexenbesen der Weisstanne (vgl. S. 395) erzeugt, das Aecidium der Clematis-Arten u. v. a.

Ausserhalb der Uredineen-Gruppe sind Erscheinungen von Metöcie, d. h. nothwendigem Wechsel des lebenden Wirthes, nicht bekannt, Vermuthungen für ihr Vorkommen haben sich bis jetzt nicht bestätigt. Natürlich muss hiervon streng getrennt werden eine andere Erscheinung, welche man im Gegensatz zu dem Wirthwechsel das Wirthverlassen, Lipoxenie nennen kann. Viele pflanzenbewohnende Pilze nämlich machen in streng parasitischer Lebensweise auf dem Wirth einen bestimmten Abschnitt ihrer Entwickelung durch und trennen sich dann von ihm los, um die übrigen Abschnitte selbständig, ohne lebenden Wirth zu vollenden, lediglich auf Kosten der Reservestoffe, welche sie sich von diesem angeeignet hatten. Der losgetrennte Thallus ist, in Beziehung auf die Oeconomie des Stoffwechsels einer reifen, auf Kosten der mitgebrachten Reservestoffe keimfähigen Spore vergleichbar. Am prägnantesten tritt die Erscheinung auf bei Claviceps, der streng parasitisch bleibt bis zur Reife seiner Sclerotien, und aus diesen, nachdem sie abgefallen, bei geeigneter Wärme und Wasserzufuhr in der nächsten Vegetationsperiode die Perithecienträger austreibt. Vgl. S. 246. Aehnliches Verhalten dürfte stattfinden bei Peziza Durieuana, welche in Carex-Stengeln und P. Curreyana, welche in Juncus- und Scirpushalmen Sclerotien und aus diesen im folgenden Vegetationsjahr Ascusträger bildet. Auch die Sclerotinien mögen hier genannt werden. Dann schliesst sich hier an die grosse Reihe laubbewohnender Ascomyceten wie Polystigma, Rhytisma, Phyllachora, Phacidium etc. — Species, welche auf dem lebenden Laube ihre Vegetation beginnen und auf dem abgefallenen, verwesten, in

der folgenden Vegetationsperiode, wiederum auf Kosten der vom lebenden Wirth erhaltenen Reservenahrung die Entwickelung mit der Fructification abschliessen. In wieweit die für den letzten Abschnitt erforderlichen Baustoffe etwa noch mit aus dem verwesenden todten Laube bezogen werden, ist allerdings nicht genau untersucht und kaum ganz haarscharf festzustellen. Doch kann eine solche Stoffzufuhr höchstens als Minimalzugabe in Rechnung kommen, denn einestheils erreichen auch die von der umgebenden Substanz des abgefallenen Laubes losgetrennten Pilzkörper die normale Endentwickelung, andererseits sieht man direct, wie mit dieser die im Pilzkörper aufgespeicherten Reservestoffe aufgebraucht werden. Möglich bleibt, dass auch hier Uebergänge und Nüancen vorkommen, wo auf die parasitische Vegetation ein obligates saprophytisches Endstadium folgt, in dem Sinne, wie solches oben (S. 401) für Cordyceps dargestellt worden ist.

§ 111. Die Verbreitung der pflanzenbewohnenden Parasiten vom Angriffsorte aus bedarf, was die rein örtlichen Verhältnisse betrifft, für einzellige oder wenigzellige Wirthe keiner weiteren Erörterung, weil der Parasit hier in und an dem kleinen Wirthkörper selbstverständlich immer eng localisirt bleiben muss. Für Bewohner einzelner Zellen grösserer Pflanzenkörper, wie z. B. die Synchytrien gilt im Wesentlichen das Gleiche.

Mycelbildende Parasiten höher organisirter, speciell phanerogamer Pflanzen zeigen nach Species oder Entwickelungsabschnitt sehr ungleiches Verhalten: in dem einen Extrem enge Localisirung in der Nähe des Angriffsortes, in dem anderen weite, selbst unbegrenzte Verbreitung von diesem aus über oder durch den Wirth.

Von und zu den in früheren Abschnitten d. B. gelegentlich angeführten zahlreichen Beispielen hierfür seien aus der ersten Kategorie hier hervorgehoben die Parasiten, welche auf dem Laube phanerogamer Pflanzen eng umschriebene Flecke bilden, also viele Uredineen, wie Puccinia graminis, P. Rubigo vera, Uromyces Phaseolorum, Peronospora viticola, nivea (Umbelliferarum), Protomyces macrosporus, Entyloma Calendulae, Polystigma-, Rhytisma-Arten. Jeder distincte, vom Pilze bewohnte Fleck ist hier das Wachsthumsproduct einer — höchstens zufälliger Weise mehrerer — Sporen. Die eventuelle successive Vermehrung der Flecke auf einer Fläche kommt zu Stande in dem Maasse, als neue Sporen, irgendwo, z. B. von den erstvorhandenen her, auf derselben zur Keimung und zum Angriff gelangen. Die Claviceps-Arten sind in ihrem ganzen parasitischen Lebensabschnitt auf die Blüthe von Gräsern und Cyperaceen localisirt, deren junge Fruchtknoten sie in oben beschriebener Weise zerstören. Für die Infection jedes Fruchtknotens bedarf es des Keimschlauchs mindestens einer Spore, welcher ihn direct trifft.

Für die zweite Kategorie, die vom Angriffsorte aus weit gehende Verbreitung seien zunächst als Beispiele in Erinnerung gebracht die oben beschriebenen Sclerotinien, Pythien, Phytophthora, welche an beliebiger Stelle den Wirth befallen und denselben unter günstigen äusseren Bedingungen ohne strenge Begrenzung nach allen Richtungen durchwuchern. Von streng obligaten Parasiten ist Cystopus candidus lehrreich. Seine Keimschläuche treten, bei Lepidium sativum und Capsella in alle Spaltöffnungen

ein, auf welche die keimfähigen Sporen (S. 390) gelangen. Die Keime entwickeln sich aber nur dann weiter, wenn sie in die Cotyledonen eingetreten sind. Von diesen aus kann das Mycelium die ganze sich entwickelnde Wirthpflanze durchwachsen und auf ihr reichlich Gonidien bilden. Diese können solche Stöcke, welche die Cotyledonen verloren haben, nicht mehr ergreifen. Daher findet man bei geselligem Vorkommen genannter Pflanzen oft einzelne von Cystopus dicht bedeckte Stöcke mitten zwischen ihren gänzlich intacten gleichalterigen Genossen.

Endophyllum Sempervivi dringt im Frühling in jedes beliebige Blatt der Nährpflanze ein, durchwuchert alle Theile letzterer und fructificirt im nächsten Frühling in den jüngeren der überwinterten Blätter, und kann dann in der gleichen Verbreitung in einer Blattrosette jahrelang ausdauern, um in jedem Frühling die Fruchtbildung zu wiederholen. Für End. Euphorbiae ist der Ort des Eindringens oben (S. 391) angegeben worden; das Mycelium verbreitet sich von da durch die ganze Nährpflanze, um in den Blättern der nächstjährigen jungen (durch den Pilz verunstalteten) Blüthenstengel zu fructificiren. Melampsora Goeppertiana dringt im Sommer in die Sprosse von Vaccinium Vitis idaea, das Mycelium durchwuchert das Parenchym derselben ohne Deformation. Vom nächsten Frühling an tritt es alljährlich in die neuen, von dem befallenen Spross ausgehenden End- und Seitentriebe, diese eigenartig deformirend und in der Stengelepidermis, nicht in den Blättern, die Teleutosporen bildend [1]).

Für viele Ustilagineen, welche Gräser befallen, haben Kühn und R. Wolff gezeigt, dass die Sporidienkeime in die junge, keimende Nährpflanze eindringen, theils in das erste Scheidenblatt, theils in die jungen untersten Knoten des Stengelchens und selbst in die Basis der jungen Wurzeln. Das Mycel wächst dann mit dem wachsenden Stengel und seinen Seitentrieben empor, um schliesslich in die für die Fructification des Pilzes bevorzugten Organe einzutreten und, diese zerstörend, Sporen zu bilden. In den sich streckenden Internodien geht das mit ihnen herangewachsene Mycel nicht ganz zu Grunde, wenn die Streckung vollendet ist; in den Knoten bleiben intercellulare Zweige desselben erhalten und von diesen aus treten neue Aeste in die eventuell an den Knoten ausgetriebenen Axillarknospen des Wirthes, um hier den beschriebenen Wachsthumsprocess zu wiederholen.

Man kennt eine Menge endophytischer Parasiten, welche sich den letztbeschriebenen in sofern gleich verhalten, als ihr Mycelium die Wirthpflanze auf weite Strecken durchwächst und dann in oder an bestimmten Orten fructificirt, sei es, dass letzteres einmal geschieht, sei es, dass es sich von dem perennirenden Mycel aus alljährlich in den neu ausgetriebenen Zweigen, Blättern u. s. w. wiederholt. Wenn auch der Act des Eindringens in solchen Fällen nicht beobachtet ist, so kann doch nicht bezweifelt werden, dass bei ihnen ähnliche oder gleiche Verhältnisse gelten, wie sie theils für die Endophyllen, theils für die letztbeschriebenen Ustilagineen genau bekannt sind. Beispiele sind u. a. die meisten übrigen Ustilagineen, die Aecidien der Euphorbia Cyparissias, das Peridermium elatinum der Hexenbesen der Weisstanne, die Hexen-

1) Hartig, Lehrb. d. Baumkrankheiten p. 56.

besen-Exoasci, die nur in den Blüthen ihrer Wirthpflanzen fructificirende Peronospora Radii (Pyrethri inodori) und P. violacea Berk. (Knautia arvensis), die grasbewohnende Epichloe typhina u. viele andere.

Species mit differenten Entwickelungsabschnitten, welche zu einander im Verhältniss des Generationswechsels stehen, zeigen für die verschiedenen Abschnitte entweder die gleiche oder verschiedene Art der Verbreitung in der Wirthpflanze. Ersteres gilt z. B. für die vorhin als Beispiele enger Localisirung genannten Uredineen. Andere, zum Theil denselben Genera angehörige Arten zeigen das andere Verhalten. Das aecidientragende Mycel von Puccinia Tragopogonis z. B. durchwächst die ganze Nährpflanze und fructificirt auf den ganzen Blattflächen, das aus den Aecidiumsporen erwachsende Teleutosporen bildende ist auf kleine Blattflecke eng localisirt. Aehnliches Verhalten zeigt z. B. Uromyces Pisi, umgekehrtes aber Melampsora Göppertiana.

Eine hiermit nahe verwandte Erscheinung ist die oben, S. 195 beschriebene verschiedene Ausbreitung der Tuburcinia Trientalis, je nachdem sie aus ungleichnamigen Sporen erwachsen ist.

Aus gleichnamigen Sporen erwachsene Mycelien scheinen übrigens in manchen Fällen auch je nach der Nährpflanze entweder enge Localisation oder weite Ausbreitung erhalten zu können. So scheint z. B. Cystopus candidus im Gegensatz zu seinem Verhalten in Capsella und Lepidium im Laube von Brassica-Arten oft auf kleine circumscripte Flecke eingeschränkt zu sein, in welche er dann durch die Spaltöffnungen des erwachsenen Blattes eingedrungen sein müsste. Letzteres stände mit bekannten Erfahrungen in Uebereinstimmung, insofern ich früher beobachtet habe, dass die Keimschläuche dieses Pilzes in den erwachsenen Blättern von Heliophila crithmifolia zum Mycelium heranzuwachsen vermögen. Für manche Uredineen sind ähnliche Differenzen nach den Nährpflanzen nicht unwahrscheinlich; doch ist dieser Gegenstand noch genauer zu untersuchen.

Die durch die Wirthpflanze sich verbreitenden Mycelien haben bei vielen Pilzen überall die gleichen oder wenigstens nicht an bestimmten morphologischen Orten jener bestimmte besondere Eigenschaften; sie können speciell an beliebigen Orten, wo die äusseren Bedingungen, wie Luftzutritt, rein mechanische Verhältnisse u. s. f. es gestatten, ihre Sporen bilden, und thun dieses thatsächlich.

Im Gegensatz hierzu stehen zahlreiche andere Species, welche in verschiedenen Organen des Wirthes, verschiedene Eigenschaften annehmen, welche, ausser Structurdifferenzen der Hyphen selbst, vorzugsweise in der Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Frucht- und Sporenbildung hervortreten. Dass hierbei Ernährungsverhältnisse im allgemeinen die Ursachen der Erscheinung sein müssen, liegt auf der Hand, an präciser physiologischer Analyse derselben fehlt es aber zur Zeit. Man kann daher in solchen Fällen einstweilen nur von bevorzugten Orten für diese und jene Sporenbildung reden. Auffallendere Beispiele wurden schon im Cap. V kurz angegeben. Denselben seien hier noch einige hinzugefügt.

Cystopus Bliti bildet in Amarantus Biltum seine Gonidien nur auf den Blättern, Oosporen nur in den Stengeln; Cyst. candidus bildet Gonidien reich-

lich auf allen oberirdischen Organen seiner Nährpflanzen; seine Oosporen fand ich niemals in Laubblättern; manche Peronospora-Arten verhalten sich ähnlich: P. Arenariae Berk. bildet z. B. auf Möhringia trinervia Gonidien an allen Theilen des Laubes, Oosporen fast ausschliesslich in den Blüthentheilen. Sehr zahlreiche Ustilagineen bilden ihre Sporen nur in oder auf Blüthentheilen ihrer Wirthe, die einen in den Antheren, andere im Fruchtknoten oder Ovulum, noch andere (Sorosporium Saponariae, Ustil. Tragopogonis) auf der ganzen Oberfläche der Corolle und der von dieser umschlossenen Theile. Peronospora Radii und violacea sind, wie schon oben erwähnt, für die Oosporen- sowohl als für die Gonidienbildung ebenfalls auf die Blüthen der Nährpflanze eingeschränkt. Bei anderen Ustilagineen, z. B. Urocystis occulta, sind bestimmte Theile der Blätter, bei Ustilago hypodytes hauptsächlich die von der Blattscheide bedeckte Stengeloberfläche die Orte der Sporenbildung. Epichloe typhina auf Gräsern bildet ihre Perithecienlager immer auf der Aussenfläche der Scheide eines unter einer Inflorescenz stehenden Laubblattes, meist des zweit- oder drittuntern; die über diesem stehenden sammt der Inflorescenz selbst verkümmern dabei. — In diesem und fast allen von Ustilagineen und Peronosporeen genannten Fällen durchzieht das Mycelium die ganzen Stengel der Pflanze, ist darin aber unscheinbar und ruft keine äusserlich sichtbare Veränderung hervor. Bei oberflächlicher Betrachtung hat es daher den Anschein, als ob nur die für die Sporenbildung bevorzugten Theile von dem Pilze occupirt, die übrige, gesund aussehende Pflanze pilzfrei sei. In den meisten hierhergehörigen Fällen zeigen sich aber alle, oder doch so gut wie alle gleichnamigen für die Sporenbildung bevorzugten Theile eines Stockes schon in ihrem Jugendzustand gleichmässig von den sporenbildenden Organen des Pilzes occupirt. Das lässt in zweifelhaften Fällen auf das Vorhandensein eines Pilzes der in Rede stehenden Verbreitung und nicht enger Localisation schliessen, weil in letzterem Falle jenes gleichmässige Befallenwerden aller gleichnamigen jugendlichen Theile aus selbstverständlichen Gründen kaum je vorkommt.

§ 112. Unabhängig von diesen gröberen Erscheinungen der Localisation treten bei endophytischen und den endophytischen Haustorien sonst epiphytischer Pflanzenparasiten Verschiedenheiten auf in der histiologischen Verbreitung, wie man kurz sagen kann, dem Verhalten des Parasiten zu den Zellen und den Geweben des Wirthes. Die Betrachtung derselben muss selbstverständlich auch auf das damit nothwendig verbundene reactive Verhalten des Wirthes selbst Rücksicht nehmen.

Was die verschiedenen Gewebearten höherer Pflanzen betrifft, so verbreiten sich die S. 412 besprochenen Holzverderber in den trachealen und sclerenchymatischen Geweben und zerstören diese. Die meisten Parasiten befallen aber ausschliesslich oder ganz vorzugsweise lebende, protoplasmaführende Zellen, bei Gewebedifferenzirung also Parenchym, Weichbast, Epidermis, und auch die genannten Holzverderber sind hiervon nicht ausgeschlossen. Eine Menge histiologischer Localisationen ergeben sich hiernach selbstverständlich aus früher Gesagtem und für weitere Casuistik ist auf die Speciallitteratur zu verweisen. Als Gegenstand allgemeinen Interesses ist aber

hier noch das verschiedene Verhalten der Endophyten zur lebenden Zelle kurz zu besprechen.

Bei einzelligen Wirthen versteht sich von selbst, dass ein Endophyt intracellular, d. h. im Inneren der Zelle vegetirt. Im vielzelligen Gewebe kann das gleiche stattfinden, oder der Parasit kann in den Intercellularräumen wachsen oder beide Verbreitungsmodi zugleich haben. Für den Fall des intercellularen Wachsthums steht er zu der einzelnen Zelle natürlich in dem Verhältniss des Epiphyten, von welchem hier nicht weiter geredet zu werden braucht. Das Eindringen der Parasiten in die Pflanzenzellen oder in Theile derselben erfolgt aber unter sehr ungleichen Formen und Consequenzen.

Um bei dem einen, der oberflächlichen Vorstellung am nächsten liegenden Extrem zu beginnen, so gibt es viele Parasiten, deren Hyphen durch die Membran und in den Protoplasmakörper der Zelle dringen und diesen sofort tödten und zerstören. Beispiele hierfür sind wohl alle vorhin erwähnten facultativen Parasiten, wie Sclerotinia, Pythium, die sich daran schliessenden Phytophthoren u. s. w.; von Bewohnern einzelliger Pflanzen z. B. Ancylistes (S. 150).

Andere Parasiten perforiren auch die Membran der Zellen und dringen durch sie selbst quer durch den Protoplasmakörper. Dieser erliegt aber dem Angriff der Parasiten zunächst nicht, er behält die Eigenschaften, welche ihm in der lebenden Zelle zukommen, wird selbst gegen den eingedrungenen Parasiten durch eine Hautschicht abgegrent, welche diesen eng umscheidet. Assimilation, Stoffwechsel, auch Wachsthum der Zelle dauern oft Wochen und Monate lang fort, letzteres in manchen Fällen sogar länger als bei Abwesenheit des Parasiten. Relativ spät und langsam erliegt sie der Einwirkung dieses. Die Erscheinung ist, nach Einzelfällen wiederum mannichfach nüancirt, überaus häufig, z. B. bei Peronosporeen, Uredineen, den Haustorien von Erysipheen, den von Synchytrium befallenen Epidermiszellen, den von Olpidiopsis befallenen Saprolegnien (vgl. S. 179) u. a. m. Leitgeb hat in seiner Arbeit über Completoria [1]) auf die gelegentlich oft beobachtete und erwähnte Erscheinung aufmerksam gemacht. Er findet in dem Activbleiben des befallenen Protoplasmakörpers auch die Erklärung der gleichfalls oft beschriebenen Erscheinung, dass Mycelfäden, welche quer durch eine Zelle wachsen, eingeschlossen werden in eine Cellulosescheide, welche sich in die Membran der befallenen Zelle ununterbrochen fortsetzt, resp. von dieser entspringt. Zumal an den endophyten Mycelien von Ustilagineen ist diese Umscheidung oft auffallend entwickelt [2]).

Die Durchbohrung der Membran durch den Pilz beginnt auch nach dessen erstem Angriff auf den Wirth oft mit der oben (S. 391) für das Eindringen mancher Keimschläuche beschriebenen Einstülpung derselben. In manchen Fällen, z. B. bei den keulenförmigen Haustorien von Peronospora densa [3]) verbleibt es überhaupt bei der Einstülpung und weitere Untersuchung dieser bisher wenig beachteten Dinge dürfte noch mehr dergleichen ergeben.

---

1) Vgl. S. 172.

2) Vgl. R. Wolff, Fischer v. Waldheim l. p. 200 c.

3) Ann. sc. nat. 4. Ser. T. XX, p. 29.

Endlich gibt es Endophyten, deren Hyphen nicht durch die Membranen dringen, sondern in diesen, in der Richtung ihrer Fläche wachsen und sich verzweigen. Manche Arten von Exoascus zeigen nach Sadebeck's oben (S. 287) angeführten Untersuchungen diese Erscheinung wohl zeitlebens, indem sie sich in der Aussenwand der Epidermis der befallenen Theile, unter der Cuticula ausbreiten, letztere erst bei der Ausbildung der Asci sprengend. Andere Arten, wie E. pruni verhalten sich ebenso, mit dem Unterschiede, dass ihr Mycelium durch die inneren Gewebe in die subcuticulare Wand hineinwächst; es nimmt hierbei den vorliegenden Beschreibungen zufolge, seinen Weg »zwischen den Zellen«, richtiger und mit den bekannten Thatsachen in voller Uebereinstimmung wird man hier sagen, in der Zellmembran. — Eine ähnliche subcuticulare Verbreitung in der Epidermisaussenwand, wie bei Exoascus hat das fruchtbildende Mycelium von Rhytisma Andromedae, das spermogonienbildende von Puccinia Anemones, Phragmidien und einigen anderen Uredineen, nach Cornu[1]) das Mycelium von Cladosporium dendriticum in Pomaceenfrüchten. Bei der Sporen- resp. Spermogonienbildung treten diese Pilze durch die gesprengte Cuticula nach Aussen. Der Weg, auf welchem der Pilz an den genannten Ort gelangt, dürfte bei den Uredineen wirklich intercellular sein; bei den anderen ist er nicht näher untersucht. Bei der rebenbewohnenden Pilzform, welche ich Sphaceloma ampelinum genannt habe, dringen die Keimschläuche der Gonidien in die Epidermis-Aussenwand und verbreiten sich hier ebenfalls unter der Cuticula; diese wird erst durch die senkrecht zur Oberfläche auswachsenden Hyphenbüschelchen, welche wiederum Gonidien abgliedern, gesprengt. Später erfolgt dann auch ein Eindringen des Pilzes in und zwischen die todten und absterbenden Zellen der tieferen Gewebsschichten[2]).

Anhangsweise möge hier noch an die Erscheinung erinnert werden, dass die Hyphen bestimmter auf anderen Pilzen parasitischer Pilze mit denen des Wirthes verwachsen und die Protoplasmen beider durch Schwinden der Zellmembran derart in Continuität treten, verschmelzen, dass eine scharfe Grenze zwischen Wirth und Parasit nicht mehr besteht. Für Chaetocladium ist dieses bekannt und oben beschrieben; für andere Fälle, z. B. Artotrogus[3]) ist ähnliches wahrscheinlich. Die unklaren und umstrittenen Erscheinungen von Nyctalis und manches Aehnliche können vielleicht auch noch in solchem Verhältniss ihre Erklärung finden.

§ 113. Die Wirkung der nicht sofort tödtenden sowohl endo- wie epiphytischen Pflanzenparasiten auf den Wirth äussert sich in einer sehr reich abgestuften Reihe von Erscheinungen, von dem langsamen Ausgesogenwerden und Hinsiechen des Wirthes bis zu den characteristischen, in extremen Fällen selbst dem Gedeihen des Wirthes förderlichen Umgestaltungen welche eintreten wenn bestimmte Parasiten wachsthumsfähige, hinreichend jugendliche Nährpflanzen befallen. Beispiele für das erstere Verhalten finden sich überall und

1) Comptes rendus T. 93 (1881) p. 1162.

2) Vgl. Bot. Zeitg. 1874 u. R. Göthe, Ueber d. schwarzen Brenner u. d. Grind d. Reben. Leipzig 1878.

3) Bot. Zeitg. 1881, p. 575.

mögen in der pathologischen und descriptiven Litteratur nachgesehen werden. Die erste Andeutung einer hypertrophischen Umgestaltung stellt gewissermassen die Erscheinung dar auf welche Cornu[1]) aufmerksam macht, dass von Pilzen wie Erysiphe guttata (Aceris), Cladosporium dendricticum, Uredineen occupirte Flecke an Laub und Früchten reicheren und dauerhafteren Chlorophyllgehalt haben als ihre pilzfreie Nachbarschaft. Hieran schliesst sich dann die schon oben angedeutete normale Anhäufung von Assimilationsproducten in pilzbefallenen Zellen, an diese endlich die mycetogenen Wachsthumserscheinungen der Zellen selbst und der aus ihnen bestehenden Gewebekörper. Auch für die aus letzteren hervorgehenden Hypertrophien und Umgestaltungen mag es, soweit dieselben Phanerogamen betreffen, bei den Beispielen sein Bewenden haben, welche S. 395 und in den früheren Capiteln angeführt wurden. Hinzuzufügen ist hier aber die Beschreibung der eigenartigen Umgestaltungen von Saprolegnieen durch einige Chytridieen und jene welche zur Bildung der als Lichenen beschriebenen Gewächsform führt.

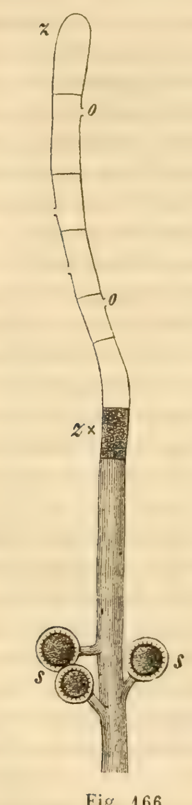


Fig. 166.

Die Chytridieen aus den Gattungen Rozella und Woronina, welche Cornu entdeckt und A. Fischer[2]) näher untersucht hat, schmarotzen in den starken, zur Sporenbildung bestimmten Schläuchen der Saprolegnieen (vgl. Fig. 68, 69, p. 152); Rozella septigena Cornu bewohnt Saprolegnia-Arten. Ihre Schwärmsporen sind ellipsoidisch gestaltet, 6—8 μ lang. Sie bohren sich in die wachsenden Saprolegnia-Schläuche ein. Ist eine Spore eingedrungen, so bleibt sie kurze Zeit in dem Protoplasma des Schlauches sichtbar, dann wird sie unkenntlich, sie scheint »ihre Individualität aufzugeben«, sich vollständig zu vertheilen, zu lösen in dem Protoplasma des Schlauches. Dieser schwillt alsbald kolbig an, unter reichlichem Einströmen von Protoplasma und theilt sich dann durch Querwände, welche in ohngefähr basipetaler Folge entstehen, in cylindrische oder tonnenförmig anschwellende Glieder, die zwei- bis mehrmal länger

Fig. 166. Schlauchende von Saprolegnia spec., befallen und umgestaltet von Rozella septigena, nach Cornu's Abbildung (Ann. sc. nat. 5. Sér. XV, pl. 6) schematisch skizzirt, etwa 100mal vergr. Der obere Theil ist durch Querwände in 7 Rozella-Sporangien getheilt, von denen 6 (z) entleert sind und einige an der Seite die Austrittsöffnung der Sporen (o) erkennen lassen, das unterste (z×) noch von den Sporen erfüllt ist. Weiter unten hat der Schlauch drei oogoniumähnliche Auswüchse s, welche je eine Dauerspore der Rozella enthalten.

1) Cpt. rend. l. c. vgl. vorige S.

2) Ueber d. Parasiten d. Saprolegnieen. Vgl. S. 185.

als breit sind (vgl. Fig. 166). Die Querwände entstehen wie bei der Abgrenzung der Saprolegnia-Sporangien. In jedem Gliede umgibt sich dann das Protoplasma noch mit einer besonderen, die erste völlig ausfüllenden Membranschicht und alsdann wird das Glied zu einem Chytridieen-Sporangium (vgl. § 46). Bis zur Entleerung dieser bedarf es von dem Eindringen der Spore an etwa 60 — 90 Stunden. War mehr als eine Spore eingedrungen, so verläuft der Process in derselben Weise; nach Eindringen einer einzigen Spore wurde die Bildung von 2—14, nach Eindringen von 4 Sporen die von 21 Sporangien in einem Saprolegnia-Schlauche beobachtet Dauersporen scheint die Rozella dann zu bilden, wenn viele ihrer Schwärmer in die Saprolegnia eingedrungen sind. Auch in diesem Falle gehen letztere nach dem Eindringen in dem Protoplasma des Wirths völlig auf. Dieser treibt dann gestielt kuglige, Saprolegnia-Oogonien ähnliche Zweige, aus deren Protoplasma je eine Dauerspore gebildet wird. (Fig. 166, *s*). Woronina zeigt, abgesehen von Gestaltungsverschiedenheiten, in Bezug auf die die hier in Rede stehenden Erscheinungen ganz ähnliches Verhalten wie Rozella.

Wenn nicht spätere Untersuchungen noch neue von den angeführten verschiedene Daten zu Tage fördern, was nach Fischers Angaben zwar nicht wahrscheinlich ist, aber unbeschadet der Anerkennung dieser doch nicht für unmöglich erklärt werden kann, so liegt hier also der Fall vor, dass ein Parasit nach dem Eindringen in den Wirth seine morphologisch erkennbare Selbständigkeit aufgibt, sich umwandelt in einen Theil des Wirthes, welcher mit den derzeitigen Untersuchungsmitteln nicht mehr für sich unterschieden werden kann. Dafür theilt er dem befallenen Wirthkörper, der ihn an Grösse ein paar Hundertmal übertrifft, neue Eigenschaften mit, Eigenschaften durch welche der Wirth selbst sich zu seinem eigenen Parasiten entwickelt. Unbeschadet ihrer Eigenartigkeit stellt diese Transmutation des Wirthkörpers durch die in ihm aufgegangene Parasitenspore eine Erscheinung dar, welche ihr Analogon in der befruchtenden Einwirkung des Samenkörpers auf das Ei von sexuell hoch differenzirten Organismen findet.

Flechtenbildende Pilze.

§ 114. Eine grosse Zahl parasitischer Pilzspecies ergreift als ihre Wirthe Algen, theils einzellig lebende theils vielzellige oder zu Gallertstöcken vereinigte. Der Keimschlauch des Pilzes umwächst die Algenzellen und wächst dann heran zu einen Thalluskörper. Die Alge ihrerseits folgt diesem Wachsthum, in bestimmter Form eingeschlossen zwischen die Pilzhyphen, sie bildet so einen integrirenden Theil des Thallus. Mit ihrem Wachsthum dauert der Kohlensäure-Assimilationsprocess ihres Chlorophyll führenden Protoplasmakörpers fort und producirt für den Pilz verwendbare organische Kohlenstoffverbindungen. Andererseits verbreiten sich dem Pilz angehörige Rhizoidzweige (S. 48) auf und in dem Substrat und führen die nöthigen mineralischen Nährstoffe zu. Beiderlei Vegetationsprocesse unterstützen und ergänzen einander wechselweise. Die Alge kann, — ob in allen Fällen bleibt zu discu-

tiren — als chlorophyllführende Pflanze allein vegetiren; sie wird aber in ihrer Vegetation durch den Pilz nicht gehindert, oft nachweislich dauernd gefördert. Der Pilz ist, als streng obligater Parasit, für seine Vegetation auf die Alge angewiesen, er kommt ohne sie nicht zur Ausbildung, in den meisten Fällen kaum über die ersten Keimungsstadien hinaus.

Die Fähigkeit der chlorophyllführenden Alge zur Kohlensäure-Assimilation macht für den aus ihr und dem Pilz combinirten Thallus die Zufuhr organischer Kohlenstoffverbindungen als Nährstoff überflüssig. Sehr viele hierher gehörige Formen bewohnen thatsächlich Orte, welche frei von solchen sind, nacktes Gestein, Erde. In wie weit andere, welche auf Baumrinde, Humusboden u. dergl. wachsen, einen theilweise saprophytischen Vegetationsprocess führen ist nicht genau untersucht; doch sprechen für das Stattfinden solchen Saprophytismus die unten näher zu betrachtenden Beobachtungen Frank's über rindenbewohnende Formen.

In einer Beziehung dominirt der Pilz in dem gemeinsamen Haushalt; er gelangt allein zur Fructification, die Alge bleibt, mit seltenen Ausnahmen[1]) so lange sie nicht befreit ist, steril.

Die in der angedeuteten Weise aus Pilz und Alge combinirten Körper sind unter dem Namen Flechten, Lichenen bekannt; nicht minder bekannt ist, dass dieser Name eine bedeutsame Naturerscheinung bezeichnet, eine sehr grosse und mannichfach gestaltete Reihe von Formen, deren Einzelbeschreibung eine ausgedehnte descriptive und floristische Litteratur, auf welche hier hinzuweisen ist, in Anspruch nimmt.

Dem Gesagten zufolge sind bei jeder Flechte zu unterscheiden die beiden Componenten, Pilz und Alge (manchmal selbst Algen).

Die allgemeinen morphologischen Eigenschaften der flechtenbildenden Pilze sind die in den früheren Abschnitten dieses Buches beschriebenen. In dem vegetativen Theile bestehen sie aus Hyphen in den § 1 beschriebenen verschiedenen Formen der Verbindung, vorwiegend in der Vereinigung zu Pilzkörpern. Ihrem durch die Fructification bezeichneten Entwickelungsgange nach gehört die grosse Ueberzahl der Flechtenpilze den Ascomyceten, sowohl Disco- als Pyrenomyceten an; einige neuerdings bekannt gewordene den Hymenomyceten.

Die Zahl der Algenformen welche in Flechtenverband treten ist schon nach den derzeitigen Kenntnissen nicht unbedeutend. Jeder Flechtenspecies entspricht eine derselben, mit anderen Worten jede Flechtenpilzspecies ist auf eine bestimmte Algenspecies angewiesen. Seltener ist die Aufnahme zweier in einen Flechtenverband und alsdann herrscht die eine derselben immer vor. Andererseits kann aber eine und dieselbe Algenspecies verschiedenen Flechtenpilzen als Wirth, und je nach diesen sehr verschiedenen Thallusformen als als Baubestandtheil dienen.

Die bisher ermittelnden Genera und Gruppen flechtenbildender Algen seien hier kurz aufgezählt, mit Verweisung auf Schwendener's und Bornet's unten zu nennende und einige ebenfalls noch anzuführende Specialarbeiten und

1) Synalissa symphorea Nyl. Vgl. Bornet, Ann. sc. nat. 5. Sér. T. 17, p. 50.

auf die Algenlitteratur: speciell Nägeli, Gattungen einzelliger Algen und Kirchner, Algenflora von Schlesien. Die Figuren 167—69 stellen einige dieser Algen dar in der Form, wie sie in dem Flechten-Thallus vorkommen und zumeist im Zusammenhang mit den Pilzhyphen von welchen sie ergriffen sind. Weitere Abbildungen vgl. in den folgenden Abschnitten.

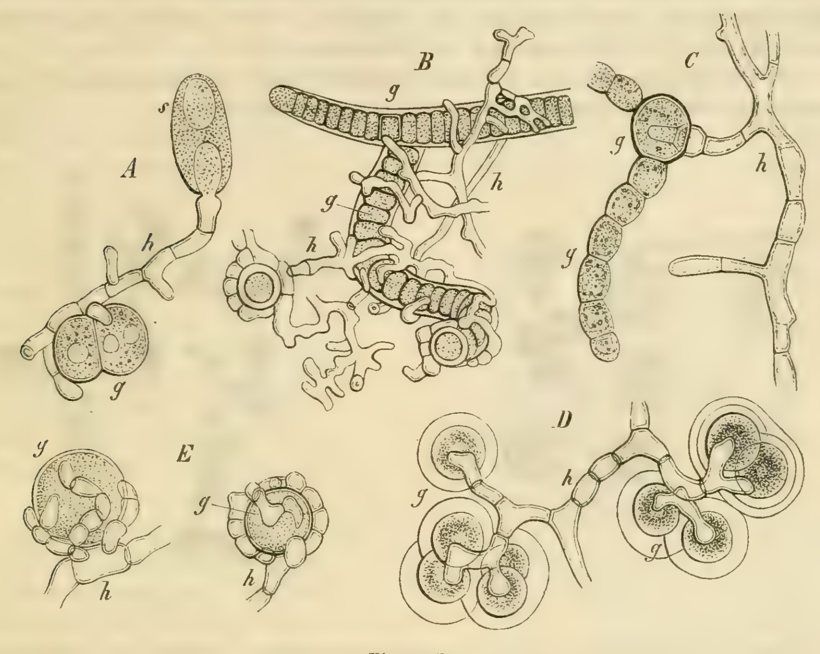


Fig. 167.

1. Chlorophyllgrüne Algen.

a) Mit frei oder in lockerem, nicht faden- oder flächenförmigem Verbande lebenden kurzen, meist runden Zellen, »Palmellaceen«: Protococcus Kg., Pleurococcus Menegh., Cystococcus (Fig. 167 *A.E.* 168) Näg., Dactylococcus Näg., Stichococcus Näg.

b) Mit faden- oder flächenförmigen festen Zellverbänden, »Conferven«: Ulothrix spec.? und besonders die durch orangefarbene Inhaltsmassen (Haematochrom) neben dem Chlorophyll ausgezeichneten Chroolepus-Formen (Trentepohlia Mart. Bornet.) (Fig. 169). Letzteren dürfte sich auch anschliessen das von Bornet für Opegrapha filicina angegebene Phyllactidium

Fig. 167. Lichenenbildende Algen, nach Bornet. Die Alge ist jedesmal mit *g*, die ergreifenden Hyphen mit *h* bezeichnet, die Vergrösserung in Parenthese angegeben. *A* (950) Protococcus viridis Ag. (Cystococcus Näg.) von dem aus einer Spore der Physcia parietina (*s*) erwachsenen Keimschlauch ergriffen. *B* (650) Scytonema aus dem Thallus von Stereocaulon ramulosum Sw. *C* (950) Nostoc aus dem Thallus von Physma chalazanum Mass. *D* (950) Gloeocapsa aus dem Thallus von Synalissa symphorea Nyl. *E* (950) Protococcus sp. (Cystococcus) aus dem Thallus von Cladonia furcata P.

sowie Cunningham's [1]) Mycoidea parasitica, welche, wohl nebst anderen verwandten Algen, die auf immergrünem Laube in der Tropenzone verbreiteten Strigula-Formen aufbauen hilft.

2. Durch Phycochrom blaugüne, violette u. s. w. Algen, mit Gallertmembranen und durch diese oft zu grossen Stöcken vereinigt.

a) Nostocaceen mit fadenförmigen Zellverbänden: Calothrix Ag. (Schizosiphon Kg.), Scytonema Ag. (Fig. 167, *B*), Lyngbya Ag., Nostoc Vauch. (Fig. 167 *C*), Stigonema Ag. (Sirosiphon Kg.)

b) Chroococcaceen mit nicht fadenförmigen Zellverbänden: Gloeocapsa (Fig. 167, *D*), Chroococcus, Aphanocapsa Näg.

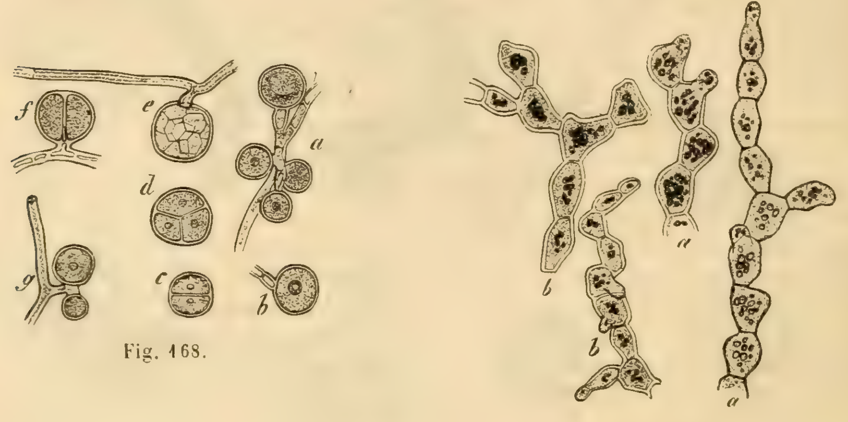


Fig. 168.

Fig. 169.

§ 115. Entstehung des Flechtenthallus. Wird die reife Ascospore der Flechtenpilze auf feuchtes Substrat gebracht, so treibt sie meist leicht Keimschläuche, diese können sich eventuell selbst reich verzweigen (vgl. S. 122) gehen aber, wenn sie die geeignete Alge nicht finden, nach einiger Zeit immer zu Grunde, auch dann wenn die Keimung auf dem für die Flechte günstigen Nährboden stattgefunden hat.

Ist letzteres der Fall und die richtige Alge vorhanden (vgl. Fig. 170), so treibt der Keimschlauch einerseits Zweige, welche dieselbe ergreifen. Besteht dieselbe aus freilebenden einzelnen Zellen, wie z. B. bei den von Stahl beobachteten Pleurococcus-Flechten, so tritt an den Berührungsstellen mit einer Algenzelle Austreibung kleiner Zweige ein, welche letztere eng umklammern und

Fig. 168. Cystococcus, *a—e* aus dem Thallus von Imbricaria tiliacea, *g* von Sphaerophoron coralloides, Vergr. 390; *f* von Usnea barbata, nach Schwendener, Vergr. 700. *c*, *d* isolirte Algenzellen, die übrigen mit angewachsenen Hyphen. *c—f* Theilungszustände.

Fig. 169. Trentepohlia (Chroolepus umbrinum Kg.), *a* aus dem Thallus von Lecanactis illecebrosa Duf., *b* von Graphis scripta. Vergr. 390.

1) Transact. Linn. Soc. London. 2. Series. Vol. I, p. 301.

unter fernerer Verästelung umspinnen. Bildet die Alge, wie bei den von Reess untersuchten Nostoc-Flechten einen compacten vielzelligen Körper, in welchem die reihenweise verbundenen Zellen von breiten gelatinösen Membranen umgeben, die Protoplasmakörper daher einer reichlichen gelatinösen Zwischensubstanz eingebettet sind, so dringen die ergreifenden Hyphenzweige in die Gallerte ein, um hier Zweige zu treiben welche der Algenkörper durchwuchern und mit den protoplasmaführenden Körpern der Zellen in Verbindung treten. Andererseits treibt aber in allen bekannten Fällen der aus der Pilzspore erwachsene Keimschlauch andere Zweige, welche in den Nährboden eindringen und aus diesem augenscheinlich nothwendige Mineralstoffe aufnehmen. Entzieht man den geeigneten Nährboden z. B. durch Cultur auf Glasplatten, so gehen die beschriebenen Processe nicht über die ersten Anfangsstadien hinaus.

Die Keimungsculturen der beiden genannten Beobachter wurden, mit den aus dem Gesagten sich ergebenden Cautelen bis zur Production des voll entwickelten, zum Theil wiederum fruchttragenden Thallus fortgeführt. Untersuchungen von Bornet und Treub ergaben für eine Reihe anderer Fälle wenigstens hinsichtlich der Anfangsstadien das nämliche Resultat, und hieraus sowohl als aus der Vergleichung der fertigen Thallusformen geht mit Sicherheit eine grosse Uebereinstimmung der ersten Entwickelungsstadien, mit selbstverständlich überall zu erwartenden specifischen Modificationen, für alle oder für die weitaus meisten Lichenen hervor. Auch die Besonderheiten, welche Frank für die Entwickelung des Baumrinde bewohnenden Thallus einiger Graphideen, z. B. Arthonia vulgaris, Graphis scripta fand, sind im Grunde

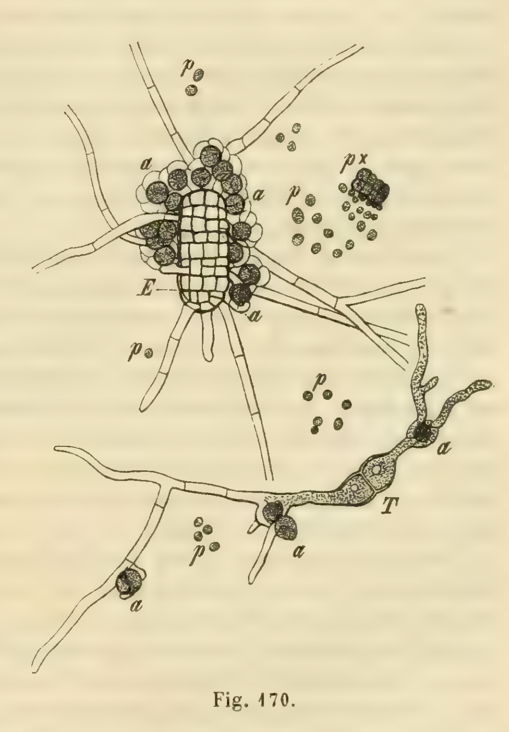


Fig. 170.

Fig. 170. *E* vielzellig-zusammengesetzte Ascospore von Endocarpon pusillum, welche, in Objectträgercultur, zahlreiche Keimschläuche getrieben hat. *T* zweizellig-zusammengesetzte Spore von Thelidium minutulum, ebenfalls in Objectträgercultur gekeimt. *p* Pleurococcus-Zellen, mit den Sporen aus dem Hymenium des Endocarpon ausgeworfen und auf dem Objectträger vegetirend; $p^{\times}$ eine aus dem Wachsthum einzelner Zellen daselbst hervorgegangene vielzellige Pleurococcusgruppe. *a* Pleurococcuszellen, welche von Aesten der Keimschläuche ergriffen, theilweise umwachsen und in Folge hiervon beträchtlich grösser geworden sind als die frei vegetirenden. — Vergr. 320. Nach Stahl.

nur specifische Modificationen. Die Hyphen des Thallus, die nicht anders als aus den Keimschläuchen der Sporen entstanden sein können, wenn dies auch nicht lückenlos verfolgt ist, dringen hier in die äusseren Peridermschichten glatter Eichen- und Eschenstämmchen und wachsen dann, saprophytisch, selbständig, d. h. ohne Alge, zu einem reichen, feinfädigen Thallus heran, welcher die Peridermzellen durchwuchert. Die zugehörige Alge, Chroolepus umbrinum (Fig. 169) dringt dann erst ihrerseits von aussen durch die Peridermzellwände in den vorgebildeten Hyphenthallus, um von diesem ergriffen zu werden. Die Zellen des Chroolepus bilden fadenförmige Reihen mit Spitzenwachsthum und sein Eindringen erfolgt mittelst des letztern, wie bei membrandurchbohrenden Pilzfäden. Die Alge ist ein häufiger Rindenbewohner und dringt auch für sich allein in das Periderm der Bäume. Ihr Hineinwachsen in den Hyphenthallus kann daher kaum als von diesem verursacht betrachtet werden, sie ist nur eine die Flechtenbildung begünstigende Anpassung.

Lecanora pallida, welcher sich ohne Zweifel viele Lichenen ähnlichen Vorkommens anschliessen werden, beginnt nach Frank's Untersuchung ihr Wachsthum mit der Ausbildung eines Hyphenthallus im Periderm wie jene Graphideen, die zugehörige Alge, eine frei- und rundzellige Cystococcus (?)-Form kommt mit dem Hyphenthallus »zufällig« in Berührung dadurch, dass ihre Zellen in oberflächliche Spalten des von ihm durchwucherten Periderms gelangen und wird dann ergriffen.

Die feinste, bis zur Ausschliessung des »Zufalls« gehende Anpassung zwischen Alge und Pilz zeigt eine kleine Anzahl von Lichenenspecies, welche besonders von Stahl näher studirt worden ist: Stigmatomma cataleptum, Endocarpon pusillum, Polyblastia rugulosa u. a. Hier dringen — im Gegensatz zu der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — constant die Zellen der Alge in das Hymenium der Sporenfrüchte und vermehren sich daselbst zwischen den Paraphysen derart, dass sie in Menge die reifenden Asci umgeben. Mit jeder Sporenejaculation wird dann eine Portion Algenzellen, den Sporen anhaftend, aus der Frucht ausgeschleudert und ist somit direct bereit, von den Keimschläuchen ergriffen zu werden.

Mit der Ergreifung durch den Pilz erfahren die morphologischen Eigenschaften der Alge eine im Vergleich zu dem frei lebenden Zustande mehr oder minder tiefgehende Veränderung. Grösse, Structur, Anordnung der Zellen werden von derselben betroffen; für die gleiche Algenspecies in verschiedener Form, je nachdem sie verschiedenen Flechtenpilzspecies dient. Auch hier gelten wiederum von Fall zu Fall wechselnde specifische Differenzen, für welche auf die Speciallitteratur verwiesen werden muss. Als Beispiele seien hier nur erwähnt die glatten runden Gallertstöcke von Nostoc lichenoides und ähnlichen Algen, welche durch die eingedrungene Alge in gelappte, randwärts-progressiv wachsende Thalluskörper verwandelt werden, meist ohne Veränderung der Structur und Anordnung der in ihnen enthaltenen Algenzellen selbst. Sodann besonders die von Stahl untersuchten Fälle mit hymenialen Algen. Diese sind bei Endocarpon pusillum eine Pleurococcus-Form. Innerhalb des Hymeniums sind die Zellen dieser sehr klein, rundlich, blassgrün, sie vermehren sich durch successive Zweitheilungen und trennen sich nach jeder dieser von einander.

Nach Ergreifung durch die Endocarpon-Hyphen vergrössern sie sich bis über das Sechsfache des Durchmessers, ihr wandständiger Chlorophyllkörper wird lebhafter grün gefärbt, die Zweitheilungen dauern fort unter unregelmässiger Anordnung der successiven Scheidewände und entsprechender Gruppirung der Zellen selbst. Diese Eigenschaften behält die Alge in dem heranwachsenden Thallus. Werden dieselben aus dem Hymenium von Endocarpon ausgeworfenen Pleurococcus-Zellen durch die Hyphen des Thelidium minutulum ergriffen, so findet dieselbe Ergrünung, geringere Volumzunahme und, innerhalb des umspinnenden Hyphengeflechtes, Theilungen durch abwechselnd nach drei Raumesrichtungen gestellte, einander rechtwinklig schneidende Scheidewände statt. Diesen Theilungen entsprechend bleiben die Zellen angeordnet zu stumpf rechteckigen, in quadratische Felder getheilten Packeten, dieselbe Anordnung, welche die Alge zeigt, wenn sie frei und allein vegetirt (vgl. Fig. 170, 175).

Endlich ist hier noch aufmerksam zu machen auf die von Frank für die von ihm untersuchten oben genannten Flechten hervorgehobene, wohl noch näher zu erforschende Erscheinung, dass nämlich ein Theil der in den Flechtenverband eingetretenen Algenzellen den Chlorophyllgehalt grossentheils oder ganz verlieren kann, anscheinend ohne dabei abzusterben.

Wird die Alge auf künstlichem oder natürlichem Wege aus dem Flechtenverbande wieder befreit, so vermag sie, wie die Untersuchungen von Famintzin und Baranetzki, Schwendener, Bornet, Woronin, Stahl gezeigt haben, unter Wiederannahme ihrer typischen morphologischen Algeneigenschaften weiter zu vegetiren, wenn sie die nöthigen Bedingungen findet. Vgl. z. B. Fig. 170.

Bei weitgehender Veränderung im Flechtenverbande ist die eingehende Untersuchung solch befreiter Individuen für die sichere Bestimmung der Algenspecies oft nothwendig. Sie fehlt derzeit noch für viele Flechtenalgen, zumal Palmellaceen-Formen, es besteht daher in der Benennung dieser noch wenig Sicherheit und Genauigkeit.

§ 116. Gestaltung und Bau des Flechtenthallus. Nach Ergreifung der Alge erfolgt die definitive Ausbildung des combinirten Körpers, sein Heranwachsen zu dem fertigen Flechtenthallus (Blastema Wallroth), an welchem auf der Entwickelungshöhe dann die Fructificationsorgane des Pilzes auftreten: Apothecien oder Perithecien nebst Spermogonien (vgl. S. 229) bei den meisten Lichenen; basidientragende Hymenien bei einer kleinen, am Schlusse dieser Darstellung noch besonders kurz zu besprechenden Minderzahl; bei vielen endlich spontan abgelöste Brutknöspchen, welche den Namen Soredien erhalten haben. Es ist allgemeine Regel, dass die Alge sich nur an dem Aufbau des Thallus und der Soredien betheiligt, und nicht an dem der Fructificationsorgane. Der für viele Genera characteristische, algenführende »thallodische« Rand der Apothecien (vgl. Fig. 86, 87, 89. S. 203—205) gehört, wie der Name richtig besagt, dem Thallus an und nicht dem Apothecium selbst. Bei der ersten Anlegung der Apothecien (vgl. S. 231) ist allerdings öfters beobachtet worden, dass Algenzellen in die primordialen Hyphengeflechte eingeschlossen werden. Dieselben sterben dann aber bei den meisten Arten ab, ohne sich in der Sporenfrucht selber vergrössert oder vermehrt zu haben.

Eine bemerkenswerthe Ausnahme von dieser Regel machen, wie Nylander[1]) zuerst hervorhob, jene oben genannten pyrenocarpen Species, indem hier die in die primordiale Fruchtanlage aufgenommenen Algen — Pleurococcus, Stichococcus inden näher bestimmten Fällen —, mitwachsen und ihre Zellen derart vermehren, dass dieselben in Menge die Asci umgeben. So entstehen, bei Stigmatomma cataleptum, Sphaeromphale, und besonders den von Stahl[2]) genau untersuchten Endocarpon pusillum und Polyblastia rugulosa die S. 430 erwähnten algenführenden Hymenien und Hymenial-Algenzellen. Letztere sind von ihren, den zugehörigen Thallus bewohnenden Schwestern durch erheblich geringere Grösse verschieden.

Seiner äusseren Gestaltung nach tritt der fertige Thallus auf in drei, übrigens gar nicht scharf gesonderten Hauptformen: der strauchartige (Th. fruticulosus, filamentosus, thamnodes, Fig. 86, *A*, S. 203) aus schmaler Basis von dem Substrat sich erhebend, einfach oder meist strauchähnlich verästelt; der laubartige (Th. foliaceus, frondosus, placodes, Fig. 86, *B*, S. 203), von der Form eines flachen, blattartigen, meist gelappten und krausen Körpers, über die Oberfläche des Substrats ausgebreitet, diesem aber nur an einer oder an zerstreuten Stellen angewachsen, daher mit geringer Verletzung abtrennbar; und der krustenartige (Th. crustaceus, lepodes), über das Substrat oder in demselben flach ausgebreitet, und ihm mindestens mit der ganzen Unterfläche überall fest aufgewachsen, als eine unverletzt nicht trennbare Kruste. Eigenthümlich verhalten sich die Genera Cladonia und Stereocaulon, bei denen sich von schuppenförmigen oder körnigen, laubartigen Körpern (dem Thallus oder Protothallus der Lichenographen), strauchartige Bildungen (Podetien) erheben. In dem Bau kommen alle diese Formen darin überein, dass sie sich, wie angeführt, aus Hyphen und zwischen diesen eingeschobenen Algenzellen zusammensetzen; dass ferner vom ersten Anfang an aus der dem Substrat zugekehrten Fläche oder Basis Hyphenzweige in das Substrat eindringen, als Rhizoid-Hyphen, bei manchen, zumal laubigen Formen oft zu starken Rhizoid-Strängen vereinigt. Zumal bei Fels und Erde bewohnenden Formen dringen diese, von den Lichenologen Rhizinen genannten Organe der Befestigung und Stoffaufnahme oft Centimeter tief in den Boden ein und durchsetzen denselben in dichter Verzweigung. Die Rhizoiden der Rindenbewohner scheinen nie tief einzudringen, jedenfalls erreichen sie nicht das lebende Gewebe der Rinden. Bei den zahlreichen Formen, welche nach Art der von Frank untersuchten Graphideen, Lecanora pallida dünne rindenbewohnende Krusten bilden, ist an Stelle distincter Rhizoidzweige das oben beschriebene Hyphensystem vorhanden, welches in den oberflächlichen Peridermschichten sich ausbreitet, ohne in die tieferen einzudringen. Es kann, wie bei den oben genannten und ähnlichen Graphideen, bei Pyrenula nitida, mitsammt der ergriffenen Alge zeitlebens einen überhaupt in dem Periderm wachsenden, selbst noch von einer oder einigen Peridermzellenlagen bedeckt bleibenden Thallus darstellen, der dann in der Terminologie der Lichenologen hypophloeodisch, unter-

1) Synopsis meth. Lichenum p. 47.

2) l. c. dort auch weitere Litt.

rindig heisst; oder aber, in Folge späteren Dickenwachsthums der algenführenden Theile aus dem Periderm nach aussen vorbrechen, zur epiphloeodischen Kruste werden.

In den übrigen Erscheinungen des Baues treten Verschiedenheiten auf, welche nicht in einfacher Beziehung zu den drei Wuchsformen stehen, sondern sich in jeder derselben wiederholen können. Die Lichenologie unterscheidet hiernach seit Wallroth den heteromeren und den homöomeren Thallus. Jener ist den »ächten Lichenen« (Lichenes Fr., Lichenaceae Nylander, Gnesiolichenes Massalongo) eigen, letzterer den Phycolichenes Massalongo's (Collemaceae Nyl., Byssaceae Fr.). Der heteromere Thallus kommt der grossen Mehrzahl der Arten zu; er stellt auch in der That eine in den Hauptzügen wohldefinirbare Structurerscheinung dar. Homöomer kann aber derzeit keinen anderen allgemeinen Sinn haben als Nichtheteromer, und unter dieser Rubrik kann man einige positiv characterisirbare Typen, am zweckmässigsten nach den jeweils betheiligten Algen unterscheiden, wie unten dargestellt werden soll.

1. Der heteromere Thallus (s. Fig. 171) zeigt das bei den Strauchformen scheitelwärts, bei den übrigen randwärts progressive Wachsthum der Pilzkörper (§ 12). Der beim Wachsthum vorangehende Scheitel resp. Rand wird von den Endtheilen des Hyphensystems gebildet, diese sind die den Gang des Aufbaues bestimmenden Formelemente. Die Alge folgt mit ihrem Wachsthum dem voranschreitenden Scheitel oder Rand, sie rückt, immer in einiger Entfernung hinter ihm bleibend, nach. Dem in dieser Weise progressiven Vorschieben kann in den successiven Querzonen intercalares Flächen- und Dickenwachsthum folgen, welches sowohl durch Neubildung und Einschiebung von Hyphenzweigen und Algenzellen, als auch durch Volumenzunahme vorhandener zu Stande kommt.

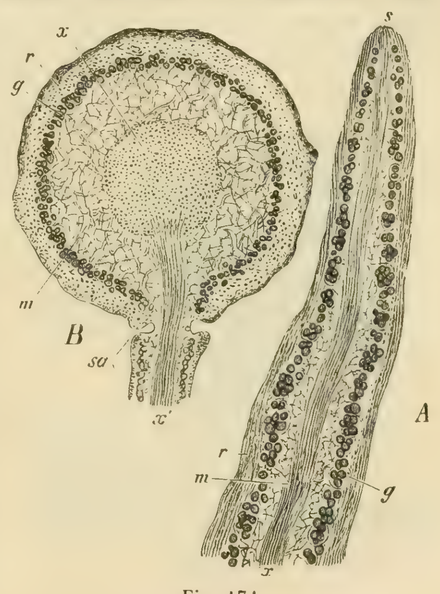


Fig. 171.

Auch die Verzweigungen beim Laub- und Strauchthallus gehen von dem Hyphensystem aus. Sie sind theils Gabelungen, theils entstehen die Zweige an nicht allgemein genau bestimmten morphologischen Orten »adventiv«.

Auch der fertige Bau des heteromeren Thallus (Fig. 171—73) ist seinem

Fig. 171. Usnea barbata. *A* optischer Längsschnitt des Endes eines in Kalilösung durchsichtig gemachten dünnen Thalluszweiges (vgl. Fig. 86 *A*, S. 203). *B* Querschnitt durch einen stärkeren Thallusast mit der Ursprungsstelle eines Adventivzweiges *sa*. *r* Rinden- *m* Markschicht, *x* der solide axile Strang dieser. *g* Algenzone (Cystococcus). *s* Scheitel des Zweiges. Vergr. gegen 100. Nach Sachs.

Grundplan nach der jener Pilzkörper. Man unterscheidet an denselben in der Regel eine die freie Fläche bedeckende relativ dünne (durchschnittlich etwa 10 μ mächtige), meist durchscheinende, dichte, peripherische Rindenschicht (Stratum corticale) und ein von dieser bedecktes, meist lockeres, überall mit lufthaltigen Lücken versehenes Geflecht — Mark, Markschicht (Stratum medullare). Beide Schichten gehören dem Hyphensystem an, ihre Bestandtheile sind Verzweigungen der nämlichen Hyphen. Die Zellen der Alge sind in fast allen Fällen an der Grenze von Mark und Rinde eingeschoben. Sie bilden mit einander eine grüne Zone von verschiedener Mächtigkeit, an verschiedenen Punkten verschieden weit in das Mark einspringend, überall von einzelnen zur Rinde laufenden Hyphen des letzteren durchsetzt, manchmal stellenweise grössere Unterbrechungen zeigend. Dies ist die gewöhnlich als dritte Gewebschicht bezeichnete Algenschichte oder Algenzone. Einzelne Algenzellen oder Gruppen solcher finden sich ausserdem oft durch das Mark zerstreut (z. B. Solorina, Placodium), oder (Bryopogon) die ganze Menge der Algenzellen ziemlich gleichförmig in dem Marke vertheilt.

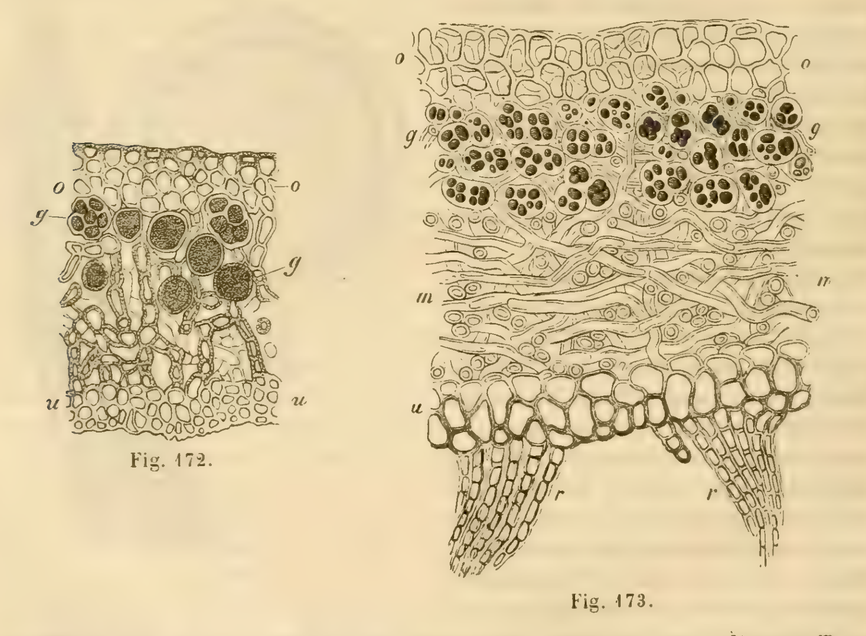


Fig. 172.

Fig. 173.

Nach den einzelnen Species und Gruppen kommen von diesem Typus mancherlei Modificationen und kleine Abweichungen vor. Die Beschreibung der hauptsächlichsten derselben sei hier reproducirt.

Fig. 172. Physcia parietina Kbr. Durchschnitt durch den jungen Thallus, 500mal vergr.; nach Schwendener. *o* obere, *u* untere Rindenschicht, *g* Algenzone (Cystococcus).

Fig. 173. Sticta fuliginosa. Querschnitt durch den (laubartigen) Thallus. Buchstabenbedeutung = Fig. 172. *m* Markschicht, *r* Rhizoidstränge. Die Algenzone besteht hier aus Chroococcus sp. mit dicker farbloser Gallertmembran und blaugrünem, in der Fig. schwarz gehaltenem Protoplasmakörper. Vergr. 500. Nach Sachs.

Manche strauchartige Lager, zumal die cylindrischen, sind ringsum gleichartig berindet [Usnea (Fig. 171), Bryopogon, Roccella, Sphaerophoron u. A.]. Bei vielen strauchartigen mit flachem Thallus (z. B. Everniae, Cetrariae Spec.) und den meisten laubartigen Formen ist die Rinde der dem Lichte zugewendeten oder oberen Fläche von der der unteren Fläche verschieden (Fig. 172, 173); bei Anaptychia, Peltigera, Solorina, und den laubartigen Thallustheilen der Cladonien ist nur die Oberseite bis über den Rand hinaus berindet, die Unterfläche rindenlos.

Wo die bezeichnete Verschiedenheit beider Flächen besteht, ist die Algenzone (von den zerstreuten Zellen abgesehen) nur an der Lichtseite vorhanden. Selbst bei dem fast cylindrischen und ringsum gleichförmig berindeten Thallus von Sphaerophoron ist sie auf der Lichtseite oft stärker entwickelt als auf der unteren. Die Podetien von Cladonia, nach Krabbe[1] zwar als mächtig entwickelte Theile (Hüllapparat) von Apothecien anzusehen, ihrem Bau und Wuchs nach aber doch immer strauchige Thallusformen, sind in der Jugend immer, bei manchen Arten zeitlebens unberindet (Cl. rangiferina z. B.), ihre Oberfläche wird von einem lockern, algenführenden Hyphengeflechte gebildet. Die meisten Species sind später von warzenförmigen Rindenschüppchen theilweise bedeckt, einige vollständig berindet (Cl. furcata).

Unter den Krustenformen unterscheiden sich die einen, z. B. die Genera Psora, Psoroma, Thalloidima candidum, Placodium, Endopyrenium u. a. von den laubigen nur dadurch, dass die Unterfläche überall mit in das Substrat dringenden Rhizoidhaaren bedeckt ist. Diese entspringen als Zweige entweder von den Elementen einer distincten Rindenschicht, z. B. Placodium-Arten, Endopyrenium oder letztere fehlt an der Unterfläche, die Haare sind directe Fortsetzungen der Markhyphen.

Andere Krustenflechten, nämlich solche mit gefelderter oder körnig aussehender Kruste haben in den ausgebildeten Feldern selbst wesentlich den gleichen Bau wie die genannten unten rindenlosen Formen. Manche derselben mit sehr dickem Thallus, wie Haematomma ventosum Mass., Lecanora Villarsii sind durch sehr dicke Markschicht ausgezeichnet; dieselbe beträgt nach Tulasne bis 29/30 der ganzen Thallusdicke. Die Körnelung oder Felderung kommt durch den zum Theil schon oben beschriebenen Gang des Wachsthums zu Stande. Dies gilt wenigstens für eine Anzahl von Frank und mir untersuchter rindenbewohnender Formen: Lecidella enteroleuca Kbr. (Lecidea parasema Nyl.), Ochrolechia pallescens, Lecanora pallida, Pertusaria; für die Uebereinstimmung einer sehr grossen Zahl anderer spricht der gleiche Habitus.

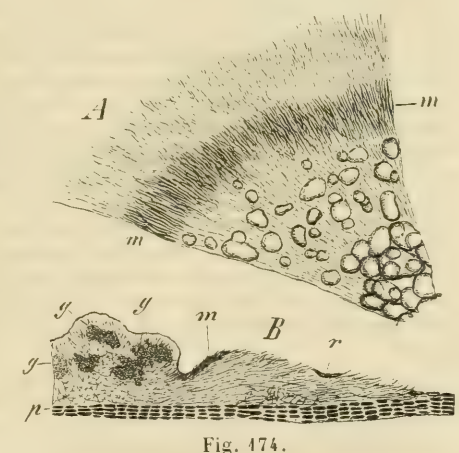


Fig. 174.

Der Rand des Thallus (Fig. 174) besteht bei den genannten Flechten nur aus mehreren Lagen von Hyphen, welche in der Richtung der Fläche strahlig divergiren (A), im radialen senkrechten Längsschnitt parallel laufen (B). Dieselben bilden miteinander eine breite, in verschiedenen radialen Streifen oft verschieden dicke Randzone, über deren

Fig. 174. Lecidella enteroleuca Kbr. Auf der Rinde von Tilia. *A* junger, wachsender Thallusrand, schwach vergr., von der Fläche gesehen. *B* Radialer senkrechter Längsschnitt durch denselben, Umriss 45mal vergr., Ausführung nach stärkerer Vergr. *m* Der schwarze Randstreifen. *g* Algengruppen. *p* Periderma.

1) Vg. S. 241.

Umfang einzelne freie Hyphenenden hinausragen. Dieselbe durchwuchert, wie Frank hervorgehoben hat, mit ihrem peripherischen Theile wohl immer die äusseren Peridermlagen und bricht erst in einiger Entfernung von der Peripherie, wo sie dicker wird, durch diese nach aussen vor. Durch randwärts progressives Wachsthum wird der Rand vorgeschoben, die Fläche des Thallus also vergrössert. In gleicher Progression rücken die wachsenden und sich vermehrenden Algenzellen hinter dem Rande her vor, und zwar innerhalb der Hyphenlagen. Sie liegen gruppenweise beisammen, und in und um jede Gruppe findet nun, unter steter Vermehrung der Algenzellen, eine lebhafte Verästelung der Hyphen und eine immer dichtere, bis zur Verwischung des ursprünglichen radialen Verlaufs fortschreitende Verflechtung der neu entstandenen Aeste statt, besonders auf der dem Substrat abgekehrten Seite. Es entsteht hierdurch an den bezeichneten Puncten ein dicht verflochtenes, die Alge einschliessendes Fadenknäuel, von dem die oberflächlichsten Enden einen vorzugsweise zur Oberfläche senkrechten Verlauf zeigen, eine meist sehr dünne Rindenschicht bildend (Fig. 174 *B*).

Die Stellen, in welchen die beschriebenen Bildungen stattfinden, erheben sich auf der Fläche der Marginalzone als gewölbte Hervorragungen, Wärzchen, deren Zahl und Grösse mit der Entfernung vom Rande rasch zunimmt bis zu gegenseitiger Berührung und Zusammenfliessen. Je nach der Gestalt der Hervorragungen, dem Grade ihrer Erhebung und ihres Zusammenfliessens erscheint der ausgebildete Thallus in verschiedenem Grade uneben, warzig, körnig, gefeldert. Bei manchen Formen mit sehr dickem Thallus, wie Haematomma ventosum Mass., Lecanora Villarsii Ach. kann die Felderung der Thallusfläche nach Schwendener auch dadurch zu Stande kommen, dass die Rinde in Folge überwiegender Ausdehnung des Markes Risse erhält, was natürlicher Weise auch unabhängig von der angegebenen ersten Anlage der Felder geschehen kann.

Manche Krustenflechten, z. B. Lecidea (Rhizocarpon Kbr.) geographica, confervoides, Urceolaria cinerea nach Tulasne's Abbildungen, zeigen um ihren scharf gefelderten Thallus einen Saum, gebildet aus strahlig divergirenden, verzweigten, confervenartigen und der Unterlage fest angeschmiegten Strängen, welche von bündelweise fest vereinigten Hyphen gebildet werden. Auf dieser marginalen Ausbreitung erheben sich die Areolen des Thallus in centrifugaler Folge, zuerst als kleine Schüppchen oder Wärzchen, welche sich allmählich bis zur allseitigen Berührung mit einander vergrössern. Es ist nicht anzunehmen, dass zwischen dieser Entwickelungsweise und der erst beschriebenen andere Unterschiede bestehen, als der, dass hier die Marginalzone in die einzelnen Stränge getheilt, dort zusammenhängend ist. Der Bau der Areolen zeigt keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Die marginalen Stränge der letztbesprochenen Formen sowohl wie die Randzone der nach Art von Lecidella enteroleuca Kbr. wachsenden werden oft unter dem Namen Hypothallus mit den Rhizoiden oder Wurzelhaaren confundirt. Passender wenn auch überflüssig ist die Bezeichnung Protothallus, insofern sie einen Anfangszustand bedeutet.

Was den feineren Bau anlangt, so sind die Hyphen der meisten heteromeren Lichenen relativ dünn. Das Mark besteht meist aus schlankeren Hyphen, deren Zellen sehr lang werden können, bei Usnea z. B., nach Schwendener 200 μ Länge erreichen; doch kommen andererseits auch kurzzellige vor, z. B. Fig. 172, und selbst pseudoparenchymatischer Bau, z. B. Endopyrenium, Catopyrenium. Einzelheiten vgl. in der descriptiven Litteratur und besonders in Schwendener's älteren Arbeiten. Wie schon oben erwähnt, ist das Mark in den meisten Fällen mit weiten lufthaltigen Lücken versehen; bei manchen strauchigen Formen, wie Cladonia, Thamnolia, mit weiter axiler Höhlung, welche den grössten Theil des Gesammtvolumens des Thallus ausmacht. Bei Usnea durchzieht ein dichter axiler Hyphenstrang die Mitte des Thallus und ist umgeben von einem lockern, zur Rinde verlaufenden Zweiggeflechte (Fig. 171); bei Evernia vulpina und E. flavicans wird das lockere Mark von mehreren derartigen Längssträngen durchzogen, welche unregelmässig wechselnd an- und auseinander treten.

Die Hyphenzweige, welche die Rindenschicht zusammensetzen, sind, mit Ausnahme von Roccella-Arten, lückenlos mit einander verbunden. Sie sind entweder deutlich als solche erkennbar, die Lumina ihrer Gliederzellen wenigstens deutlich gestreckt-cylindrisch, wenn auch ihre Länge geringer als die der Markzellen ist; oder aus

kurzen, isodiametrischen, gerundet prismatischen Zellen zusammengesetzt, wodurch die Rinde eine oft sehr regelmässige und zierliche Pseudoparenchymstructur erhält (z. B. Parmelia, Physcia, Fig. 172, Endocarpon, Sticta, Fig. 173, Peltigera). Nur die langgestreckten Rindenhyphen von Bryopogon und Anaptychia ciliaris zeigen auch im erwachsenen Thallus einen ziemlich genau longitudinalen Verlauf. In allen übrigen Fällen bilden die Hyphen entweder ein nach allen Seiten hin unregelmässig verflochtenes Geflecht oder Pseudoparenchym; oder sie sind ziemlich genau senkrecht zur Oberfläche gerichtet, wie z. B. die pseudoparenchymatischen Zellenreihen von Endocarpon, Peltigera und am exquisitesten die büschelig verzweigten Rindenhyphen von Roccella, bei denen auch die seitliche Vereinigung eine ziemlich lockere ist und die Enden frei sind. Zumal bei R. fuciformis lassen sich auf dünnen Schnitten die einzelnen verzweigten Fäden ganz gesondert erkennen und durch Druck leicht isoliren.

Die Dicke der Membran, die Weite der Lumina in Mark und Rinde und das gegenseitige Verhältniss beider ist je nach Gattungen und Arten höchst mannigfaltig; die Einzelheiten vergleiche man bei Schwendener. Zumal bei langgliederigen Rindenhyphen (Usnea, Bryopogon, Sphaerophoron etc.) sind die Zellwände oft ungemein dick und bei ihrer innigen Verbindung mit einander einer homogenen Masse gleichsehend, in welcher die Lumina als enge Canäle verlaufen. An dünnen Schnitten, zumal nach Einwirkung verdünnter Kali- oder Ammoniaklösung lässt sich jedoch jene homogene Masse als aus einzelnen dicken, undeutlich geschichteten Membranen bestehend erkennen. Die Structur dieser Corticalschichten hat viele Aehnlichkeit mit der mancher Sclerotien (S. 33).

Die Differenzen zwischen Rinde der Ober- und Unterseite betreffen die Dicke der Schicht, Grösse, Anordnung der Zellen, Färbung u. s. w. (vgl. z. B. Fig. 172, 173).

Die Rindenoberfläche ist in manchen Fällen (z. B. Oberseite von Anaptychia ciliaris, Peltigera malacea, auch P. canina in der Jugend, Unterseite von Sticta, Nephroma) fein filzig behaart durch einzelne hervortretende Hyphenästchen.

Unter den warzenförmigen Prominenzen, welche auf der Oberfläche mancher Laub- und Strauchformen vorkommen, sind die der Peltigera aphthosa, die kleineren von Usnea Verdickungen oder Wucherungen der Rinde; die grösseren bei letztgenannter Gattung, die Warzen und Schüppchen der Evernia furfuracea sind im fertigen Zustande gleichsam Ausstülpungen des Thallus, innerhalb der Rinde Algenzellen und ein lufthaltiges, mit dem übrigen zusammenhängendes Mark umschliessend. Die schwärzlichen verzweigten Wucherungen auf der Oberseite von Sticta fuliginosa und Umbilicaria pustulata bestehen aus einem dichten algenführenden Hyphengeflechte, umgeben von einer einschichtigen pseudoparenchymatischen braunhäutigen Rinde. Aehnlichen Bau zeigen, nach gelegentlichen Beobachtungen, die warzen- und stabförmigen Excrescenzen, welche die Oberfläche mancher Krustenflechten oft dicht bedecken und das corallenähnliche Aussehen der sogenannten Isidium-Formen verursachen. Sie sind übrigens noch genauer zu untersuchen.

Eigenthümliche Unterbrechungen der Rinde sind der Unterseite des Thallus von Sticta eigen. Sie stellen entweder grössere, flache, wenig scharf umschriebene Flecke dar (z. B. St. pulmonacea) oder circumscripte Grübchen, deren Boden von dem blossgelegten Marke gebildet, deren Rand von der nach aussen gewölbten Rinde umgeben wird. Die Grübchen entstehen nach Schwendener, indem die Rinde durch eine Wucherung des Markes erst warzenförmig nach aussen vorgetrieben wird und dann in der Vortreibung zu wachsen aufhört, während die Flächenvergrösserung des Thallus im Umkreise derselben fortdauert. Bei manchen Arten (St. macrophylla) geht der Unterbrechung der Rinde die Bildung eines Hohlraumes in der Markwucherung voraus. Die Grübchen werden Cyphellen genannt; die ältere Ansicht, nach welcher sie Brutbecherchen (Behälter von Soredien) sein sollen, ist unbegründet, oder höchstens für gewisse Arten (St. aurata) richtig (Schwendener).

Für die Krustenflechten ist dem schon Gesagten wenig hinzuzufügen. Die meisten sind durch relativ dünne Rindenschicht ausgezeichnet.

Der Rand vieler zumal Rinden bewohnender Formen, unter den oben speciell bezeichneten z. B. der von Lecid. enteroleuca Kbr., wird häufig von einer vielbeschriebenen schwarzen Linie umsäumt. An dem Thallus genannter Species sieht man leicht, dass

dies von einer schwärzlichen Färbung der Zellenmembranen der obersten wenigen Hyphenlagen herrührt, welche an der noch algenfreien Marginalzone in einem gewissen Alter eintritt. Wo der Thallus in lebhaftem Wachsthume begriffen ist, verläuft die schwarze Linie, wenn sie überhaupt vorhanden ist, innen von dem farblosen jugendlichen Rande. Auf den algenführenden Prominenzen fehlt die schwarze Farbe; ohne Zweifel, weil die wenigen Zelllagen, denen sie zukommt, durch die Ausdehnung der Prominenz auseinandergedrängt und bald abgestossen werden. Wo von den in Rede stehenden Arten mehrere Thallusindividuen aufeinanderstossen, da bilden die beschriebenen schwarzen Linien wie es scheint dauernde, oft landkartenähnliche Grenzen zwischen denselben. Der Grund hiervon dürfte darin liegen, dass bei dem Zusammentreffen mit anderen das marginale Wachsthum des Thallus stille steht und die Färbung in der Randzone dann eintritt und bleibt. (Vgl. Fig. 174.)

Der Thallus mancher Laubflechten, z. B. Umbilicaria pustulata und vieler Krustenflechten, zeigt, wie Schwendener beschrieben hat, ein lange — oft wohl Jahre hindurch — dauerndes Dickenwachsthum und mit diesem verbunden ein von aussen nach innen fortschreitendes Absterben der Rinde. Die todte Schicht bleibt auf der lebenskräftigen als eine oft fast structurlose durchsichtige Masse liegen; in anderen Fällen wird sie durch die atmosphärischen Agentien rasch zerstört und unkenntlich. Der Verlust der Rinde wird durch Regeneration von der Innenfläche aus ersetzt, so dass jene immer ungefähr die gleiche Dicke behält. Die in der Algenzone verlaufenden Markhyphen nämlich verästeln und verflechten sich zu einem der Rinde gleich werdenden und sich ihr innen anlegenden interstitienlosen Gewebe. Die äusseren Algenzellen werden in dieses secundäre Rindengeflecht eingeschlossen, schrumpfen allmählich und sterben ab, während innen neue durch Theilung entstehen. Hat der beschriebene Vorgang längere Zeit gedauert, so ist die ganze Rinde mit absterbenden oder todten Algenzellen durchsäet. Dieselben lassen sich, zumal nach Einwirkung von Kali, durch die Cellulosefärbung ihrer Membran mit Iod nachweisen.

Bezüglich der stofflichen Beschaffenheit der Hyphen zeigt der heteromere Flechtenthallus einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Die Membranen haben, soweit untersucht, die Eigenschaften des S. 10 erwähnten Lichenins. Sie sind durchscheinend, im Marke und den inneren Rindenregionen fast immer farblos, im trockenen Zustand spröde, in kaltem Wasser erheblich quellend, weich und biegsam werdend. Die Rindenzellen enthalten im trockenen Zustande wenigstens theilweise Luft, die ganze Schicht wird hierdurch undurchsichtig. Durch Wasseraufnahme wird die Luft verdrängt und die Transparenz der Membranen erhöht, so dass die grüne Algenzone durchschimmert; daher der beim Befeuchten eintretende Farbenwechsel der Oberfläche. Die Interstitien des Markgeflechtes bleiben auch beim Befeuchten lufthaltig, dieses daher undurchsichtig. In Iod bleiben die meisten Fasermembranen farblos, bei Zusatz von Schwefelsäure zerfliessen sie, entweder ungefärbt (z. B. Usnea barbata) oder nach vorheriger Bräunung (z. B. Anaptychia ciliaris nach Speerschneider), oder nach Annahme einer manchmal intensiven Violettfärbung. Bei Cetraria islandica werden, wie schon Schleiden[1]) angibt, die Rindenmembranen, mit Ausnahme der oberflächlichen gefärbten, durch Iodlösung allein schön blau, in Folge des Gehaltes von Dragendorff's Flechtenstärke (vgl. S. 11). Aehnliche Jodbläuung zeigen die Medullarmembranen von Sphaerophoron coralloides; stellenweises Blauwerden durch Iod allein fand Schwendener noch in der Rinde von Cornicularia tristis Web. und einzelnen anderen nicht näher bezeichneten Arten.

Die Membranen der Rinde, zumal die oberflächlichen Lagen, sind bei vielen Flechten verschiedentlich gefärbt von einem die Substanz gleichmässig durchdringenden Farbstoffe, z. B. Cetraria islandica, Bryopogon jubatus und viele andere; die dunkle Farbe der unteren Rinde von Evernia furfuracea rührt von einer Färbung der äusseren Membranschichten her: auf Durchschnitten sieht man die engen Lumina von dicken farblosen Membranen umgeben und zwischen diesen dunkelbraune Grenzstreifen. Genauere Untersuchungen über diese gleichförmig färbenden Stoffe, wenigstens mikrochemische, fehlen.

1) Grundz. II.

Eine zweite Reihe von Färbungen wird bewirkt durch die körnigen Einlagerungen oder Incrustationen. Sehr viele Flechten zeigen in ihrem Gewebe kleine, runde oder längliche, aus organischer Substanz bestehende Körnchen, theils der freien Oberfläche und den Markhyphen auf-, theils den interstitienlos verbundenen Membranen eingelagert. Farblose, oder doch auch in Masse nur schwach gelblich gefärbte Körnchen dieser Art kommen z. B. vor: in der oberen Rinde von Placodium cartilagineum u. a., Imbricaria caperata Dill., incurva P. u. a., auf den Markhyphen von Peltigera, Solorina saccata, Sticta Spec. (Schwendener), auf der Rinde von Roccella, zumal R. fuciformis, Thamnolia, in der innern Rinde von Sphaerophoron coralloides; deutlich, oft intensiv gelbe: Aussenseite der Rinde von Evernia vulpina, Physcia parietina; eingelagert der peripherischen Rindenregion von Cetraria straminea (Schw.), Usnea barbata; der ganzen Rindenmembran von Psoroma gypsaceum; gruppenweise durch die Rinde zerstreut bei Bryopogon divergens (Ach.), sarmentosus, und besonders Br. ochroleucus, wo sie in der Nähe der Oberfläche eine ununterbrochene Schicht bilden; Markhyphen von Sticta aurata, auch Sticta crocata u. s. f.; rothe Incrustationen auf den Markhyphen von Solorina crocea. Alle diese Ein- und Auflagerungen bedingen theils lebhafte Färbung, theils mattgelbliches Ansehen und Undurchsichtigkeit (z. B. Thamnolia, Roccella) der Theile, in denen sie enthalten sind. Alle stimmen darin überein, dass sie sich in Alkalien leicht lösen, unverändert oder unter Entfärbung, oder doch wenigstens unter Einwirkung dieser Agentien wolkig zerfliessen (Physcia parietina; Sol. crocea unter Farbenänderung). Schon nach diesem Verhalten war es nicht unwahrscheinlich, dass die Körnchen aus den Flechtensäuren bestehen. Fr. Schwarz hat dies neuerdings für eine Anzahl Fälle bestimmt nachgewiesen [1]).

Eine zweite Reihe von Infiltrationen und Einlagerungen besteht aus anorganischen Substanzen. Zunächst sei hier die Rostfarbe erwähnt, welche nicht selten einzelne Individuen (»formae oxydatae«) vieler typisch anders gefärbter Krustenflechten annehmen, und von welcher vielfach bemerkt und durch Gümbel nachgewiesen worden ist, dass sie durch Infiltration eines (pflanzensauern?) Eisensalzes zu Stande kommt. Bemerkenswerther ist das Vorkommen des oxalsauern Kalkes in vielen, zumal Krustenflechten. Derselbe tritt auf theils in Form octaedrischer Krystalle, theils unregelmässiger krystallinischer Körper, theils kleiner Körnchen. Er findet sich, wie auch in der Regel bei den übrigen Pilzen, niemals im Innern der Zellen, sondern entweder auf der Rindenoberfläche, auf den Markhyphen und in den Lücken zwischen diesen, oder — in Form feiner Körnchen — in die Membranen des dichten Rindengewebes eingelagert. Letzteres ist z. B. der Fall bei Psoroma lentigerum, dessen ganze Rinde vollkommen undurchsichtig, im reflectirten Lichte weiss ist, von dicht gedrängten Körnchen genannten Salzes. Ausser der genannten Species, deren Markhyphen gleichfalls durch den in Rede stehenden Körper incrustirt sind, seien als Beispiele für sein Vorkommen genannt: Ochrolechia tartarea Mass., Urceolaria scruposa, mit ungeheuren Mengen zum Theil sehr grosser Krystalle in den Marklücken; Thalloidima candidum: Rindenoberseite mit auf- und eingelagerten Körnern; der Thallus der Pertusarien, zumal P. fallax, mit grossen, unregelmässigen, interstitiellen krystallinischen Massen; körnige Incrustationen im Marke von Chlorangium Jussuffii; vereinzelte kleinere Krystalle finden sich im Innern des Thallus zerstreut bei Megalospora sanguinea, affinis Mass., Ochrolechia pallescens Mass. u. s. f.

Es war jedoch unrichtig, wenn behauptet wurde, der kleesaure Kalk komme in allen Flechten, oder gar bei allen in Octaederform vor. Er kommt nicht einmal allen krustigen zu; so suchte ich ihn z. B. bis jetzt vergebens bei Lecanora pallida und Lecidella enteroleuca Kbr. Unter den laubartigen konnte ich ihn so wenig wie Schwendener finden, abgesehen von seinem Vorkommen bei Placodium und Endocarpon monstrosum, dessen dieser Beobachter erwähnt; auch bei den meisten strauchartigen sah ich ihn so wenig wie Schwendener. Nur in den jungen Zweigen von Roccella fuciformis fand ich ziemlich grosse (nicht chemisch untersuchte) Krystalle, und in der Rinde und dem Marke von Thamnolia vermicularis Gruppen kleiner Stäbchen und Körner, welche aus dem in Rede stehenden Körper bestehen.

---

1) Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. III, Heft 2.

Ausführliche Aufzählung und Beschreibung der durch die Analyse nachgewiesenen organischen wie anorganischen Flechtenstoffe wäre hier nicht am Platze; es sei daher auf Rochleder's Zusammenstellung der Thatsachen und Litteratur in Gmelin's Handb. d. Chemie, Bd. VIII und Husemann u. Hilger, die Pflanzenstoffe verwiesen. Bemerkenswerth ist der oft sehr hohe Aschengehalt, für welchen auch auf die betreffende Litteratur zu verweisen ist[1]).

Die Algen des heteromeren Thallus sind bei der Mehrzahl der Formen chlorophyllgrüne »Palmellaceen«: Cystococcus bei den Parmelien und wohl in den meisten Fällen; Pleurococcus ist für Endocarpon pusillum und Thelidium minutulum, Stichococcus für Polyblastia rugulosa von Stahl nachgewiesen, Bornet hat sie bei Solorina saccata und vermuthungsweise auch S. crocea, Nephroma arcticum, Psoroma sphinctrinum Nyl. als Dactylococcus Näg. bestimmt, für Sticta glomulifera Ach. vermuthungsweise als eine Ulothrix. Schon aus diesen Daten geht eine ziemliche Mannichfaltigkeit der thatsächlich vorkommenden Algenspecies hervor, und die Nothwendigkeit, dieselben für die nur flüchtig untersuchte Ueberzahl der Flechtenformen durch Isolirung genauer zu bestimmen. Roccella hat als Alge eine Chroolepus-Form. Ferner sind durch Phycochrom blaugrüne Nostocaceen und Chroococcaceen vielen heteromeren Lichenen eigen, und zwar nach Bornet's mehr oder minder sicheren Bestimmungen Nostoc-Arten den Lichenen Nephromium Nyl., Peltigera, Stictina Nyl. (die mit Phycochromalgen versehenen Arten von Sticta, deren übrige Species Palmellaceen haben) vgl. Fig. 173; Scytonema der Lichene Coccocarpia molybdaea Pers., nicht näher bestimmte Phycochromalgen Arten den Lichenengenera Psoroma, Verrucaria.

Der Thallus mancher hierher gehörigen Lichenen hat die Eigenthümlichkeit, ausser der einen hauptsächlich und constant an seinem Aufbau theilnehmenden Alge noch eine zweite aufzunehmen. Solorina saccata, crocea, Stereocaulon-Arten, Sticta glomulifera Ach. u. andere[2]) haben als Hauptalge Palmellaceen; daneben kommt bei den Solorinen und der Sticta Nostoc, bei dem Stereocaulon Scytonema oder Stigonema vor. Und zwar sind bei vielen Arten, z. B. bei genannter Sticta und dem Stereocaulon die Nostocaceen localisirt in eigenartig gestalteten verzweigten, oder convexen Auswüchsen des Thallus, welche den Namen Cephalodien erhalten haben.

Die Alge steht mit den benachbarten Hyphen in fester Berührung; bei dicht pseudoparenchymatischer Structur, z. B. Endocarpon ist sie eingeklemmt zwischen das Hyphengewebe; bei lacunös fädiger Structur treiben die Hyphen Zweige, welche den Algenzellen fest anwachsen; nicht selten so, dass die Hyphe mit den durch Theilung neu gebildeten Algenzellen in Berührung tritt und dann von der Contactstelle aus kleine Zweige treibt, welche die Alge fest umklammern, so wie dies oben für die Keimschläuche beschrieben worden ist (Fig. 167 *E*). In den Cephalodien von Stereocaulon furcatum wird das ihnen eigene Stigonema nach Art der unten zu beschreibenden Ephebe ergriffen.

2. Es gibt eine erhebliche Anzahl von Lichenen, welche in der descriptiven Litteratur unter den heteromeren aufgezählt werden, auch im allgemeinen die Wachsthumserscheinungen derselben zeigen, aber von dem Schema der heteromeren Thallusstructur abweichen durch Fehlen der Differenzirung einer

1) Thomson, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 53, p. 254.
Knop, in Erdm., Journ. f. pract. Chem. Bd. 38, p. 46. Bd. 40, p. 386. Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 49, p. 108.
Gümbel, Ueber Lecanora ventosa. Denkschr. d. Wiener Acad. Math. Naturw. Cl. Bd. XI.
Lindsay, Popul. hist. of Brit. Lich., p. 51.
Uloth, Flora 1861, p. 568.
Th. Fries, Genera heterolichenum, p. 8—12.

2) Eine ausführliche Bearbeitung dieser Vorkommnisse hat neuerdings Forssel gegeben: Studier öfver Cephalodierna. Abhandl. d. schwed. Acad. Anhang. Bd. 8, Nr. 3. Stockh. 1883 u. Flora 1884. (Nachträgl. Zusatz).

Rindenschicht, durch die Vertheilung der Alge zwischen den Hyphen. So die marinen strauchartigen Lichinen welche als Alge Calothrix scopulorum Ag. aufnehmen[1]) die frondosen Pannarien mit Algen aus der Nostoc- und Scytonema-Gruppe; eine grosse Zahl von Graphideen verschiedener Genera [Graphis Opegrapha varia, O. plocina Kbr., O. saxatilis Schaer. und viele andere Species: Lecanactis illecebrosa Kbr., Arthonia spec., und Pyrenula nitida, bei welchen der randwärts progressiv wachsende Krustenthallus besteht aus einem lufthaltigen Geflechte dünner Hyphen, welches ohne Differenzirung in Mark- und Rindenschicht Chroolepus-Fäden als Alge umspinnt (vgl. oben, S. 429). Für die Einzelheiten dieser z. Th. noch genauerer Untersuchung bedürftigen Fälle ist auf die monographische Litteratur zu verweisen.

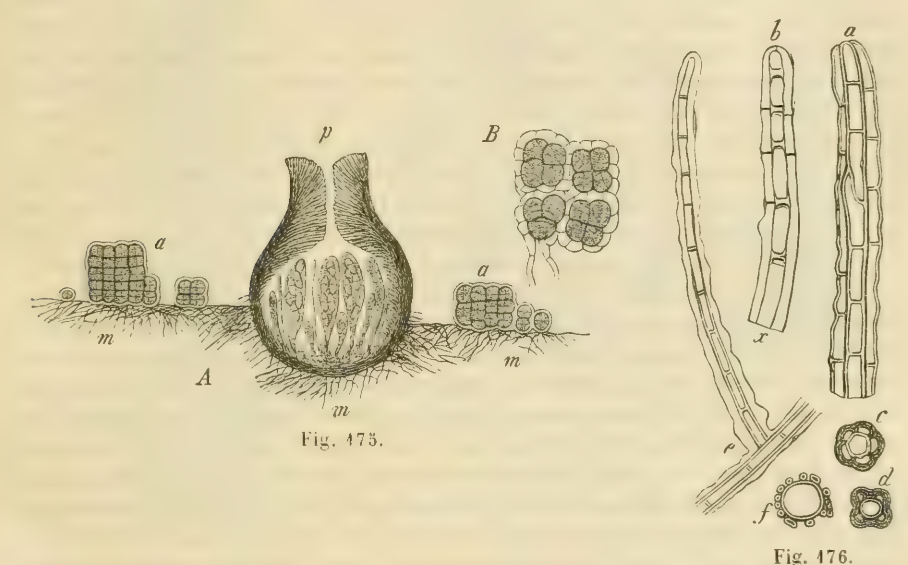


Fig. 175.

Fig. 176.

3. Als eine besondere Structurform ist hier ferner hervorzuheben der körnige grüne Thallus mancher erdbewohnender Lichenen, welchen Stahl für Thelidium genauer untersucht hat (Fig. 175). Der Thallus wird hier gebildet

Fig. 175. Thelidium minutulum, nach Stahl. *A* Perithecium vom Thallus getragen. *a* die Algengruppen, *m* im Substrat verbreiteter algenfreier Theil des letzteren, *p* Perithecium, median durchschnitten, schematisirt, schwach vergr. *B* eine Algengruppe mit Hyphenumspinnung. Vergr. 480.

Fig. 176. *a—d* Cystocoleus ebeneus Thw. Vergr. 390. *a* Astende, von der Aussenseite gesehen. *b* Solches im optischen Längsschnitt, *x* die Alge; beides nach Präparaten, welche mit Schulze'scher Mischung durchsichtig gemacht sind. *c*, *d* Querschnitte. *e*, *f* Coenogonium Linkii Ehrb. *e* (Vergr. 390) dünner Thallusast mit einem Seitenzweig; optischer Längsschnitt. *f* Querschnitt durch einen stärkeren Ast, 300mal vergr. nach Schwendener.

---

1) Vgl. Kny, Sitzgsber. d. Naturf. Freunde 1874. Bornet, l. c.

aus einer locker verflochtenen im Boden unter der Oberfläche vegetirenden Hyphenmasse. Zweige dieser treten über die Oberfläche und ergreifen hier — wie bei der Keimung — die gerade vorhandenen geeigneten Algenzellen, im Falle von Thelidium Pleurococcus. Sie umspinnen dieselben vollständig, in dünner Schicht, und folgen dem Wachsthum der Alge in dem Maasse, dass dieses Verhältniss erhalten bleibt und zwischen den successive entstehenden Theilungsproducten der Algenzellen Hyphenzweige eindringen, um dieselben ebenso zu umspinnen. So entstehen dem Hyphenthallus aufsitzende von den Hyphen umstrickte und festgehaltene Algengruppen. Eine weitere Differenzirung tritt an denselben nicht ein. Biatora vernalis und ähnliche Formen dürften analoges Verhalten zeigen, und sind darauf zu untersuchen.

4. Der Thallus von Chiodecton nigrocinctum Mont., Byssocaulon niveum Mont. und Coenogonium Linkii (Fig. 176, *e*, *f*) ist eine dicht pilzumsponnene verzweigte Fadenalge, nach Bornet zur Gattung Trentepohlia gehörig und wahrscheinlich Kützing's Chroolepus flavum; Coenog. confervoides Nyl. eine ebenso umsponnene grössere, nach Bornet dem Chroolepus villosoum Kg. nahestehende Species. Die Alge ändert in diesen Thallusformen ihren Wuchs nicht oder wenig. Bei dem Coenogonium hat der Flechtenkörper die Confervenform und die Alge schreitet beim Längswachsthum voran, so dass ihre Zweigspitzen oft von der Pilzumspinnung frei gefunden werden. Aehnlichen Bau hat das einheimische nur steril bekannte Racodium rupestre Fr. (Cystocoleus Thwaites), mit dem Unterschiede, dass hier die derb und braunhäutig werdenden Hyphen auch den Scheitel der Chroolepus-Zweige in einfacher Schicht lückenlos umschliessen (Fig. 176 *a*—*d*). Aehnlich wie Coenogonium verhält sich nach Bornet Opegrapha filicina Mont., mit dem Unterschiede, dass hier die umsponnene Alge eine jener Phyllactidium-Species ist, welche als schildförmige Zellschichten auf den Blättern tropischer Farne leben.

5. Collemaceen oder Gallertflechten wird eine Gruppe von Lichenen genannt, deren Algen Nostocaceen oder Chroococcaceen mit gelatinösen Membranen resp. Membranscheiden sind, und bei welchen der Pilz in die gelatinöse Membran eindringt und — mit Ausnahme der nach aussen vorbrechenden Rhizoiden und Früchte — nur innerhalb dieser wächst und sich verzweigt. Pilz und Alge halten in dem gemeinsamen Wachsthum je nach Einzelfall verschieden Schritt miteinander, niemals aber schreitet der Pilz in der ausgesprochenen Form wie bei den Heteromeren voran. Die Gestalt und Structur der Alge wird dementsprechend nach Einzelfall ungleich, letztere immer relativ wenig verändert.

Ephebella Hegetschweileri[1]) hat im frischen Zustande genau das Ansehen eines Scytonema (Fig. 167, *B*, *g*). Nach Erwärmen mit Kalilösung zeigt sich aber die Gallertscheide der Scytonemafäden durchzogen von einem dichten Geflecht vorzugsweise longitudinal verlaufender sehr zarter Hyphen, aus welchen sich dann auch (selten) Apothecien entwickeln.

Der Thallus von Ephebe (Fig. 177, 178), Spilonema, Gonionema Nyl., Lichenosphaeria Bornet hat die Structur und die strauchartig verzweigte Gestalt von Stigonema Ag. (Sirosiphon Kg.), mit Hinzufügung der Hyphen,

1) Itzigsohn, Hedwigia I, 123.

welche die Aussenwand des Stigonemafadens der Länge nach durchziehen und hinter dem voranschreitenden Scheitel dieses in die Länge wachsen, in älteren Querabschnitten der Alge aber ihre Zweige auch in Menge zwischen die Zellen dieser eindrängen. Einzelne Zweige des befallenen Algenstockes können vom Pilze ganz frei bleiben.

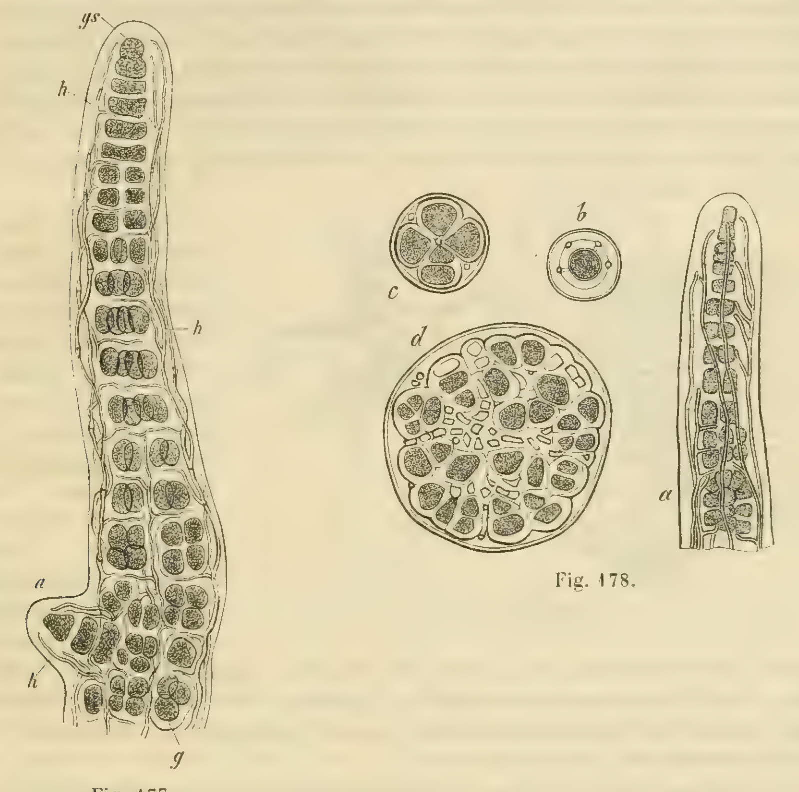


Fig. 177.

Fig. 178.

Die Gattung Collema und ihre nächsten Verwandten: Synechoblastus, Leptogium, Mallotium, Obryzum, Plectopsora (Arnoldia), Lempholemma (Physma) u. a. sind vom Lichenen-Ascomycet ergriffene Nostoc-Stöcke. Zwischen die in fester Gallertmembran verschlungenen rosenkranzförmigen und von Heterocysten durchsetzten Zellreihen des Algenstocks dringen die Hyphen des Pilzes ein, je nach der Species sich in verschiedener Form verzweigend und das Gesammtwachsthum des combinirten Thallus beherrschend.

Fig. 177—178. Ephebe pubescens Fr. Aestiger fadenförmiger Thallus von Stigonema, dessen gelatinöse Membranen von den Pilzhyphen durchwachsen sind. Fig. 177. Ende eines Thallusastes, mit einem jungen Seitenzweig *a*. *h* = Hyphen. *g* Zellen der Alge, *gs* des Scheitels des Thallus. Vergr. 500. Nach Sachs.

Fig. 178. *a* Thallusspitze nach Erwärmung in Kalilösung. *b*, *c* Querschnitte durch den obersten, *d* solcher durch den unteren älteren Theil eines Astes. Die Algenzellen sind durch die punctirte Schattirung bezeichnet. Vergr. 390.

Bei den meisten Formen verlaufen zahlreiche peripherische Zweige derselben senkrecht in die Oberfläche des Gallertstockes um hier blind zu endigen. Eine Ausnahme hiervon machen Leptogium, Obryzum, Mallotium (Fig. 179), bei denen die peripherischen Zweigenden in eine den ganzen Thallus umziehende Rinde oder Oberhaut übergehen: eine lückenlose, einfache oder stellenweise doppelte Schicht polyedrisch-tafelförmiger Zellen mit wasserhellem Inhalt und farbloser oder brauner Membran. Letztere ist auf der Oberseite des Thallus oft stärker und aussen mehr als innen verdickt, an die Epidermis höherer Gewächse erinnernd. Bei Mallotium entspringen von den Zellen der unteren Rinde überall zahlreiche vielzellige Haare, theils vereinzelt und kurz, theils länger und zu Bündeln vereinigt. Die Befestigung des Thallus geschieht durch diese Haare.

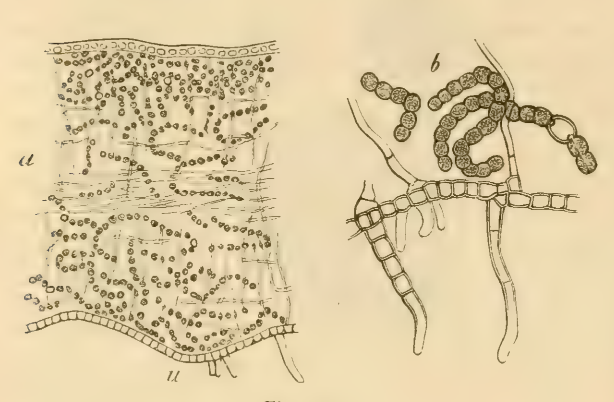


Fig. 179.

Zwischen den Hyphenzweigen und den einzelnen Algenzellen ist bei den meisten Arten eine directe innige Verbindung nicht zu bemerken. Die Species von Plectopsora und Physma dagegen sind ausgezeichnet durch Haustorien, kurze Hyphenzweige, welche gegen beliebige Zellen des Nostoc hinwachsen, und sich mit zapfenförmigem Ende entweder aussen fest an dieselben anlegen (Arnoldia minutula Born.) oder (Physma spec.) in dieselben einbohren. Die so befallene Zelle wird zuerst grösser und protoplasmareicher als die unberührten, stirbt aber, nach Bornet, vorzeitig ab. (Vgl. Fig. 167, *C*).

Von diesen Nostoc-Flechten und zwar den unberindeten sind die Gloeocapsa-Flechten oder Omphalarieen (Omphalaria, Synalissa, Thyrea, Paulia Fée, Peccania Mass., Enchylium, auch Phylliscum Nyl.) wesentlich nur durch die Algen verschieden, welche der Gattung Gloeocapsa und Verwandten angehören. Ihre Zellen sind rund, vermehren sich durch Theilung nach wechselnd drei Richtungen und rücken nach der Theilung, innerhalb breiter, generationsweise geschichteter Gallertmembranen auseinander, durch letztere zu Stöcken zusammengehalten.

Die Hyphenzweige drängen sich theils nur in die Gallertmembranen ein, theils fixiren sie sich mit stumpfem Ende direct auf die Körper der Einzelzellen, derart, dass die allermeisten dieser von ihnen wie von Stielchen ge-

Fig. 179. Mallotium Hildenbrandii Garov. *a* Radialer Längsschnitt durch den Thallus. *u* Unterseite. Vergr. 190. *b* Stück eines sehr dünnen Schnitts durch die Unterseite: Rinde, Haare, Hyphen und Nostoc-Fäden. 390mal vergr.

tragen werden. Jeder Theilung der Algenzelle folgt meistens eine Verzweigung ihres Stiels welche den fehlenden neuen Stiel liefert. (Vgl. Fig. 167, *D*, 180.) Daher die bei manchen Formen sehr auffallende cymöse Gruppirung der gestielten Algenzellen, welche Thwaites[1]) zuerst dargestellt hat. Structurveränderungen und vorzeitige Tödtung der einzelnen Algenzellen durch dieses Anwachsen der Hyphen ist nicht zu bemerken. Höchst auffallend tritt aber der verändernde Einfluss des Pilzes hier darin hervor, dass fest gestaltete, bei manchen Arten relativ grosse, randwärts progressiv wachsende Thalluskörper gebildet werden, während die Gallertstöcke der pilzfreien Gloeocapsen wenig bestimmte Form und wenig Zusammenhalt haben.

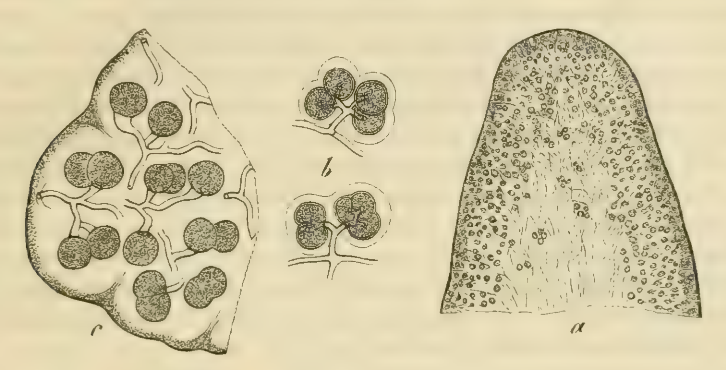


Fig. 180.

6. Mit Rücksicht auf die bisher eingehaltene Anordnung ist es zwar inconsequent, im Interesse der Anschaulichkeit aber doch wohl zulässig, zum Schlusse den Aufbau der von Hymenomyceten gebildeten Lichenen besonders zu betrachten. Von solchen kennt man nur wenige, der Tropenzone angehörige Species, vertheilt in die Genera Cora Fr., Rhipidonema Mattirolo, Dictyonema Mont. und Laudatea Johow. Dieselben sind dem Substrat — todten Pflanzentheilen — mit reichem Rhizoid- oder Mycelgeflecht angewachsen. Cora Pavonia Fr. entwickelt ihren Thallus in Form flacher halbkreisförmiger Fächer, ähnlich Stereum oder Thelephora (vgl. S. 56) und wie diese und verwandte Hymenomyceten mit randwärts progressivem Wachsthum. Der Thallus besteht aus einem lockeren, lufthaltigen Geflecht derber Hyphen, ohne deutliche Sonderung in Mark und Rinde; seine Mittelschicht schliesst reichlich Chroococcus-Zellgruppen ein, welche von den Hyphenzweigen dicht umstrickt und umgriffen werden.

Der Cora ähnlich gestaltete Thallus von Dictyonema und Rhipidonema baut sich auf aus Scytonema, dessen Fäden nach Art von Ephebe oder

Fig. 180. *a, b.* Thyrea pulvinata Massal. *a* Senkrechter Längsschnitt durch den Thallusrand, Umriss 90fach vergr., Ausführung schematisirt. *b* Algengruppen, 390fach vergr. *c* Synalissa Spec. (»Plectopsora botryosa«, Jack, Leiner und Stitzenberger, Krypt. Bad. Nr. 301) Stück eines dünnen Querschnitts durch ein Thallusläppchen, 720mal vergr. Die in der Figur schattirte Oberfläche der Gallerte ist violettroth gefärbt.

---

1) Ann. and Magaz. of Nat. Hist. Ser. 2. Vol. III (1849).

Ephebella, nur noch dichter, von den Hyphen des Pilzes ergriffen, und dann in ein aus Hyphen allein gebildetes Thallusgeflecht aufgenommen sind. Johows' Laudatea überzieht das Substrat nach Art einer Krustenflechte, jenem mit dichtem Mycelgeflecht angewachsen, auf der freien Fläche wiederum Scytonema-Fäden nach Art von Ephebe umstrickend.

Auf der Unterseite der Cora- und Dictyonema-Lager, auf der freien Fläche von Laudatea erheben sich Hymenomyceten-Fruchtlager (vgl. S. 324) mit zahlreichen Paraphysen und relativ spärlichen, viersporigen Basidien; bei Cora in Form breit-conischer, mit der Spitze des Conus vom Thallus entspringender (aus der entsprechenden Verzweigung eines Hyphenbündels hervorgehender) kleinen, flachen Peziza-Apothecien ähnlicher Körper, welche, wenn in grösserer Zahl vorhanden, mit den Rändern zu ausgedehnteren Lagern zusammenschliessen; bei Dictyonema und Laudatea ausgebreitetere glatte Lager, gewöhnlichen Thelephoreen ähnlich. Von Rhipidonema ist die Fructification nicht recht klar. Weitere Details sind bei Mattirolo und Johow nachzusehen.

§ 116. Der Thallus sehr vieler Lichenen bildet Brutknöspchen, welche spontan frei werden und unter günstigen Bedingungen zu einem dem elterlichen gleichen Flechtenthallus heranzuwachsen vermögen. Dieselben sind seit Acharius unter dem Namen Soredien bekannt. Manchen Arten scheinen die Soredien zu fehlen, z. B. Lecidea geographica, Endocarpon pusillum; andere sind überreich daran, z. B. viele Species von Usnea, Bryopogon, Ramalina, Evernia, Imbricaria, Parmelia, Pertusaria u. s. f.



Fig. 181.

Ihren allgemeinsten Eigenschaften nach sind die Soredien kleine Thallusstückchen von jeweils bestimmter Form, bestehend aus einer oder mehreren Algenzellen und diese umspinnenden Hyphen. Beim Heranwachsen zum neuen Thallus verhalten sich dann diese beiden Componenten wie oben für die einzelnen Thallustypen beschrieben wurde. Ihr Bau im Zeitpunkte der Lostrennung ist in vielen Fällen der des Mutterthallus in rudimentärer Form; ferner z. B. bei den Collemen, wo sie rundliche, dem blossen Auge als Körnchen erscheinende Aestchen, Prolificationen der Thallusoberfläche oder des Randes darstellen; ferner bei den Chroolepus führenden Graphideen, wohl auch bei Roccella u. s. f. Detailuntersuchungen sind übrigens für viele Formen nicht vorhanden.

Für die typischen heteromeren Formen, welche Palmellaceen, zumal Cystococcus führen, sind sie durch Tulasne und zumal Schwendener genauer unter-

Fig. 181. Usnea barbata. *c* fertiges losgelöstes Soredium, mit einer Algenzelle (Cystococcus) in der Hyphenhülle; *d* anderes mit mehreren Algenzellen, opt. Längsschnitt. *e*, *f* zwei in Keimung begriffene Soredien; die Hyphenhülle ist unten in Rhizoidzweige ausgewachsen, und hat nach oben schon die Structur des Thallus-Scheitels. Vgl. Fig. 171. Vergr. über 500. Nach Schwendener.

sucht und zeigen hier in Entwickelung und Bau der Regel nach einige hervorzuhebende Eigenthümlichkeiten (Fig. 181).

Die Orte ihrer Entstehung sind je nach Species verschieden über Fläche oder Rand des Thallus vertheilte Stellen der unter der Corticalschicht gelegenen Algenzone. Das Soredium entsteht indem eine Algenzelle oder eine aus Theilung hervorgegangene Gruppe solcher von Zweigen benachbarter Hyphen umsponnen wird; in dem Falle der Gruppe dringen die Hyphenzweige auch zwischen die Zellen ein, jede derselben umspinnend. Der so entstehende rundliche Körper besteht schliesslich aus einer oder mehreren Algenzellen mit der nach Species verschieden dichten, verschieden gefärbten, bei manchen Formen (z. B. Bryopogon) nicht vollständig geschlossenen Hyphenhülle. Er wird auf nicht genau ermittelte Weise von dem festen Hyphenverbande losgetrennt.

Indem sich der gleiche Process an einer Stelle ohne bestimmte Grenze wiederholt, häufen sich daselbst die Soredien unter der Rinde an, treiben diese vor und durchbrechen sie endlich, um als pulverige Masse, welche durch mitgezogene Thallushyphen locker zusammengehalten wird, aus dem Riss herauszuquellen. Solche pulverige, leicht zerstäubende Anhäufungen der beschriebenen Einzelkörper bilden dann nach Schwendener's einzuhaltender Terminologie einen Soredienhaufen, Sorus. Dem ursprünglichen Sinne des Wortes nach bedeutet Soredium allerdings eher den ganzen Haufen.

Nach dem Hervorbrechen aus der Rinde und selbst nach der Trennung und Verstäubung kann ein Soredium auf die beschriebene Weise unbegrenzt neue Soredien erzeugen. Solch gleichförmige Vermehrung führt zu den an schattigen Orten nicht seltenen Ueberzügen und Anhäufungen von Soredien, z. B. denen der Physcia parietina. Unter den günstigen Vegetationsbedingungen erfolgt das Heranwachsen zum ausgebildeten Thallus. (Vgl. Fig. 181, *e*, *f*). Bei Usnea kann letzteres, nach Schwendener, häufig auf dem Mutterthallus selbst erfolgen, so dass mit diesem im festen Verbande bleibende Soredialäste zu Stande kommen.

Ueberreiche Entwickelung von rundlichen, Apothecien entfernt ähnlich sehenden Soredienhaufen auf krusten- und laubartigem Thallus, mit gleichzeitigem Ausbleiben der Apothecienbildung, bedingt die Entstehung der Formen, aus welchen Acharius das Pseudogenus Variolaria gebildet hat.

Pseudolichenen.

Von den Lichenen ausgeschlossen sind in Vorstehendem selbstverständlich die Formen, welche in den Büchern bei denselben stehen, weil sie von den Lichenologen gesammelt werden, welche aber des einzigen Flechtencharacters, nämlich des Algen führenden Thallus entbehren. So die auf Flechtenthallus schmarotzenden Celidien, Abrothallus u. a.; die oben (S. 212) erwähnte Gattung Myriangium, ferner die von Frank (l. c.) untersuchten Arthopyrenien; Körber's Naetrocymbe, Atichia[1]). Mit Ausnahme der letzteren sind diese Formen einfach Ascomyceten, Atichia, nach Millardet's schöner Untersuchung ein traubige Sporengruppen bildender Pilz zweifelhafter Verwandtschaft. Selbstverständlich sind auch auszuschliessen solche Arten, welche mit anderen, wirklichen Flechtenthallus besitzenden in einem Genus stehen und wirklich nahe verwandt sind, aber keine Liche-

1) Vgl. Millardet, l. p. 284 *c*.

nenlebensweise zeigen. Frank fand, dass Arthonia vulgaris Lichenenthallus hat (vgl. oben S. 429), Arthonia epipasta Kbr. aber nur Hyphenthallus. Beide sind Rindenbewohner; erstere rindenbewohnender Flechten-, letztere einfach saprophytischer Pilz. Diese Thatsache hat an und für sich nichts befremdendes, da es ja auch anderwärts natürliche Genera gibt, von deren Arten die einen gewöhnlich parasitische, die anderen saprophytische Anpassung zeigen, z. B. Sclerotinia. Auch Norman's Morioleae (Moriola, Spheconisca) scheinen mir, nach den mir zugänglichen Beschreibungen[1]) als Lichenen wenigstens zweifelhaft und der Nachuntersuchung werth. Führen sie in ihrem Thallus übrigens wirklich Algen, so sind es eben einfach Lichenen, welche auch Lebermoostheile, Pollenkörner und wahrscheinlich noch andere fremde Körper in dem Thallus einschliessen können.

Historisches zu den Lichenen.

Es ist bekannt, dass bis zum Jahre 1868 die Lehren von dem Flechtenthallus anders lauteten als die vorstehenden. Derselbe wurde für einen Körper gehalten, dessen sämmtliche Bestandtheile aus einander, und in letzter Instanz aus der keimenden Spore hervorgingen; speciell die Algenzellen wurden, soweit klare Vorstellungen galten, für Entwickelungsproducte der Hyphen angesehen. Dass umgekehrt wiederum auch Hyphen aus ihnen hervorgehen könnten, war wenigstens eine oft geäusserte Anschauung, welche allerdings jedesmal wieder fallen musste, sobald die ihr zu Grunde gelegten Thatsachen scharf ins Auge gefasst wurden. Wallroth gab dieser Anschauung im Grunde — wenn er auch zu seiner Zeit die erwähnten histiologischen Consequenzen nicht klar ziehen konnte — den schärfsten Ausdruck, indem er die Algenzellen Gonidien, Brutzellen nannte und unter diesem Namen ausdrücklich ungeschlechtliche Reproductions-Organe verstanden wissen wollte, welche von dem Thallus erzeugt und fähig seien, unter günstigen Bedingungen sich wiederum zum neuen completen Flechtenthallus zu entwickeln[2]). Ihren thatsächlichen Grund hatte diese Ansicht Wallroth's in der richtigen Beobachtung der Entstehung des Flechtenthallus aus Soredien, und in der zu seiner Zeit sehr erklärlichen Verwechselung kleiner Soredien heteromerer Formen mit deren Thallusalgen und auch anderen frei lebenden grünen Algenzellen. Auch nachdem diese Verwechselung und die nicht reproductive Bedeutung von Wallroth's Gonidien längst erkannt war, wurde der Ausdruck in entsprechend verändertem Sinne für die Algen des Lichenenthallus beibehalten und dementsprechend von Gonidienschicht, oder gonimischer Schicht (Stratum Gonimon), Hymenialgonidien etc. geredet. Die von Stitzenberger[3]) vorgeschlagene Benennung Chromidien fand wenig Anklang. Ich habe in der vorstehenden Darstellung das Wort vermieden, weil es, in seiner ursprünglichen Bedeutung, für die Bezeichnung von Reproductionsorganen der Pilze sehr brauchbar und in den früheren Capiteln mit möglichster Consequenz angewendet worden ist, die Anwendung in anderer Bedeutung für den Thallus der Flechtenpilze daher Verwirrung bringen müsste. Einen neuen Ausdruck dafür einzuführen, ist überflüssig, weil das alte Wort Alge, welches die Dinge kurz und verständlich bezeichnet als das, was sie sind, für den terminologischen Bedarf vollkommen genügt.

Mit der Erkenntniss, dass die Algen des Thallus nicht reproductive, sondern durch ihren Chlorophyllgehalt angezeigte vegetative Functionen haben, war freilich klare Einsicht über ihre Bedeutung noch lange nicht gewonnen. Sie galten vielmehr immer für der Lichene als einheitlichem Organismus zugehörige Organe und dies schien um so gewisser, als zuerst Bayrhoffer, später besonders Schwendener zeigten, wie sie bei den cystococcusführenden Heteromeren Enden von Hyphenzweigen oft derart aufsitzen, dass die Annahme durchaus plausibel war, sie entstünden als chlorophyllbildende, angeschwollene End-

1) Vgl. Botaniska Notiser, 1876, No. 6a. Auch Just's Jahresber. 1875, p. 105. Die Abhandlung Allelotismus, in K. norske Vid. Selsk. Skrifto. Bd. VII, 1872 konnte ich nicht vergleichen.

2) Vgl. Wallroth, Naturgesch. d. Flechten, Bd. I (1825) besonders p. 46.

3) Flora, 1860, p. 246.

glieder jener Hyphenzweige. Für die Heteromeren schloss ich mich (1. Aufl. 1865) dieser Anschauung an. Für andere Formen, insbesondere die Chroococcaceen und Nostocaceen führenden »Gallertflechten« schienen mir aber doch in den Thatsachen nicht zu beseitigende Bedenken dagegen enthalten zu sein, so dass ich zur Aufstellung der Alternative geführt wurde: Entweder sind die in Rede stehenden Lichenen die vollkommen entwickelten, fructificirenden Zustände von Gewächsen, deren unvollständig entwickelte Formen als Nostocaceen, Chroococcacen bisher unter den Algen standen. Oder die Nostocaceen und Chroococcaceen sind typische Algen; sie nehmen die Form der Collemen, Epheben u. s. f. an, dadurch, dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen, ihr Mycelium in dem fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltige Zellen öfters befestigen (Plectopsora, Omphalarieen). Schwendener hat sich dann beim Abschluss seiner Arbeit über den Flechtenthallus (1868) der letzteren Anschauung nicht nur angeschlossen, sondern auch dieselbe auf die Gesammtheit der Lichenen ausgedehnt und hierdurch die Anschauung begründet, welche in den vorstehenden Paragraphen dargelegt ist.

Die Argumente, welche er für dieselbe beibrachte, sind in den oben mitgetheilten rein anatomischen Daten enthalten. Sie lauten in kurzer Zusammenfassung: alle bisher so genannten Flechtengonidien sind bestimmten Algen bis zu dem Grade ähnlich oder gleich, dass jede Form derselben einer bekannten Algengattung oder selbst -Species direct eingeordnet werden kann; nirgends ist die Entstehung der »Gonidien« aus Hyphenzweigen bestimmt nachgewiesen, vielmehr sprechen alle Beobachtungen dafür, dass ein Ergreifen der Alge durch den Flechtenpilz stattgefunden hat. Weiter kam Schwendener, auch in einer späteren eingehenderen Arbeit nicht. Bornet's bald folgende Untersuchungen brachten so ausgezeichnete Veranschaulichungen, dass sie die Wahrscheinlichkeit und Ueberzeugung zur höchsten Höhe führen konnten, zumal schon vorher Famintzin, Baranetzki und Woronin den Cystococcus und Nostocaceen aus Parmelien, Cladonien, Peltigera künstlich isolirt und als selbständig vegetirende Algen weiter cultivirt hatten, was Bornet noch für einige andere Formen ausführte. Der Cystococcus gelangte in diesen Culturen zu reichlicher Reproduction aus Schwärmsporen.

Eine lebhafte Opposition blieb nichtsdestoweniger nicht aus und erhielt sich. Man macht sich nicht so leicht los von einer alten Tradition, in der man sich herangebildet hat. Dieselbe Schulerziehung, welche mich zur sorgfältigen Verclausulirung meiner Collemaceen-Hypothese und welche Schwendener anfangs veranlasst hatte, diese für abenteuerlich zu halten, hatte in Vielen, welche sich speciell der Lichenologie widmeten, eine so grosse Glaubensstärke entwickelt, dass sie, zum Theil mit Entrüstung, eine Ansicht zurückwiesen, nach welcher »ihre lieben Lichenen unbarmherzig ihrer selbständigen Existenz beraubt und wie durch den Schlag eines Zauberstabes in einen spinnenartigen Herrn Pilz und einen gefangenen Algen-Sclaven verwandelt werden«. Mit diesem Satze Crombie's ist der »Lichenologen«-Standpunkt kurz bezeichnet und der Aufsatz dieses Autors, welcher in der Flora 1875, übersetzt von v. Kempelhuber, abgedruckt ist, gibt über den Gang der Opposition ein Resumé, auf welches hier verwiesen sein möge.

Gründe, welche den Kern der Frage berührten, wurden kaum vorgebracht. Allerdings berief man sich auf die älteren Angaben über das wechselsweise Auseinanderhervorgehen von Hyphen und »Gonidien«, welche Angaben ja aber durch die Kritik beseitigt waren. Körber[1]), der am schärfsten nach schlagenden Argumenten trachtete, gibt sogar die entscheidenden Thatsachen zu. Er sagt, die der Spore entkeimte Hyphe muss, um eine normale Flechte entstehen zu lassen, die ihr specifisch benöthigte (von der betreffenden Flechtenspecies abstammende) »Gonidie« finden. Jene Hyphe und was sonst ausser den »Gonidien« im Flechtenthallus ist, gehört aber nicht einem Pilze an, sondern der Lichene, und die specifisch nöthigen »Gonidien« sind keine Algen, sondern sind vielmehr frei, selbständig, »asynthetisch« gewordene Flechtengonidien. Also einfach Namensänderung. Dass diese für den pilzlichen Theil grundlos ist, braucht hier nicht wiederholt zu werden. Die Ansicht, dass die an Flechtenstandorten vegetirenden niederen Algen frei gewordene

1) Zur Abwehr der Schwendener-Bornet'schen Flechtentheorie. Berlin 1874.

Flechtengonidien sind, rührt von Wallroth her und wurde später oft ausgesprochen [1]. Sie war auch, in dieser Form ausgesprochen, anno 1825 verzeihlich; 1874 hatten die Kenntnisse von den niederen Algen aber doch einen Stand erreicht, welcher solche summarische Behandlung nicht mehr erlaubte. Mit den nöthigen Einschränkungen muss sie im Sinne unserer derzeitigen Anschauuugen ja auch zugegeben werden. Die Haupteinschränkung besteht aber eben darin, dass die Gonidie eine Alge ist, welche in den Flechtenthallus eintritt und eventuell wieder austreten kann, und das wurde durch alle Widerlegungsversuche nicht berührt.

Immerhin blieb den glaubensstarken Lichenologen ein Einwand übrig. Sie konnten und mussten verlangen, dass gezeigt werde, wie ein Flechtenthallus aus dem Keimschlauch der Spore und aus der eventuellen Alge entsteht. Ohne den lückenlosen Nachweis, dass dieses geschieht, blieb die Schwendener'sche Anschauung Hypothese und je überraschender sie selber war, um so mehr konnte man sagen, es lägen hier vielleicht doch noch unbekannte Dinge zu Grunde, deren Auffindung den Streit in anderer, unerwarteter Weise lösen könnten.

Schwendener's Beobachtung des Eindringens von Pilzhyphen unbekannten Ursprungs in die Gallertstöcke von Algen, welche als Componenten von Collemaceen auftreten, konnte nicht als entscheidend gelten, weil nicht nur möglich, sondern sicher ist, dass dies mancherlei Nichtflechtenpilze thun können. Bornet's Beobachtungen und seine und Treub's Aussaatversuche führten zwar etwas weiter, blieben aber auch bei unvollständigen Resultaten stehen. Erst als erkannt worden war, dass die aus der Spore erwachsene junge Pflanze gleichzeitig die Alge und geeigneten anderweiten Nährboden finden muss, gelangen entscheidende Versuche. Reess erzog Collema aus seinen Componenten, und zwar vollständig ausgebildeten Collema-Thallus, dessen Fructification allerdings nicht abgewartet wurde. Stahl führte dann, nach wohldurchdachter Auswahl der Versuchsobjecte, die Synthese von drei Flechtenspecies aus; er lehrte lückenlos kennen den Eintritt der Alge in den Flechtenverband, die Veränderungen, welche sie zeigt nach ihrem Eintritt und eventuellen Wiederaustritt, und es gelang ihm insbesondere, nachzuweisen, wie ein und derselbe Pleurococcus als Component von mehr als einer Flechtenart auftreten kann.

Mit diesen Resultaten waren alle Postulate erfüllt und die sogenannte Flechtenfrage gegen die alte Tradition ein für allemal entschieden.

Eine willkommene Bestätigung oder Illustration brachte dann noch die Entdeckung des von Hymenomyceten aufgebauten Lichenenthallus durch Mattirolo.

Sachliche Schwierigkeiten gegen die Annahme der Schwendener'schen Theorie haben in der That nie bestanden. Die einzige Schwierigkeit lag in der Ueberwindung einer durch Jahrhunderte aufgezüchteten Tradition. Es ist zuzugeben, dass vielleicht schwer vorstellbar ist, wie bei massenhaft gesellig wachsenden Lichenen jedes Individuum durch Synthese aus Spore und freier Alge zu Stande kommt. Für die meisten Fälle ist das aber gar nicht nöthig; die primäre Synthese kann selbst äusserst selten sein; die massenhafte Soredienbildung sorgt für denkbar ausgiebigste Propagation. Andererseits zeigen Stahl's Beobachtungen über die Hymenial-Algen, dass auch Anpassungen zu Gunsten fast nothwendig mit jeder Sporenkeimung eintretender Synthese vorhanden sind. Bei dem grossen Formenreichthum der Lichenen mag überhaupt noch manche eigenartige Anpassung mit der Zeit aufgedeckt werden. Frank's citirte Arbeit liefert schon Belege hierfür. Insbesondere ist auch wohl vorstellbar, dass es Algenformen geben mag, welche sich dem Lichenismus in dem Maasse accomodirt haben, dass sie ausserhalb des Flechtenverbandes nicht mehr zur vollen Ausbildung, oder vielleicht selbst nicht mehr zur selbständigen Vegetation gelangen [2]. Beispiele hierfür sind allerdings zur Zeit nicht bekannt, doch wäre darauf zu achten.

Die historische Vollständigkeit erheischt an diesem Orte schliesslich zu sagen, dass

---

1) Vgl. E. Fries, Lichenogr. Europ. XX; Kützing, Linnaea 1833. Phycol. generalis p. 167. Hicks, in Quarterly Journ. of Micr. Science. Ser. 1. Vol. VIII. p. 239 u. New Series Vol. I, 157.

2) Vgl. Frank, l. c.

seit 1878[1]) von Dr. Arthur Minks der Versuch gemacht ist, die alte Tradition zu retten durch Erfindung eines neuen Organs, welches das Microgonidium genannt wird, und betheiligt ist bei der Construction eines von dem beschriebenen ganz verschiedenen Baues des Flechtenthallus. Mehr als die kurze Erwähnung hiervon kann von dem Verfasser eines ernsthaften botanischen Buchs nicht verlangt werden.

Litteratur über den Flechtenthallus.

Ein sehr merkwürdiges Buch: Geschichte und Litteratur der Lichenologie von den ältesten Zeiten bis zum Schlusse des Jahres 1870 von A. von Krempelhuber gibt in drei Bänden auf insgesammt über 1650 Gross-Octavseiten eine Darstellung des in seinem Titel angegebenen Gegenstandes und dabei eine höchst sorgfältige Litteraturübersicht. Die Regensburger »Flora« ist ferner seit Mitte der fünfziger Jahre ein reiches Repertorium für Lichenologie. Auf diese beiden Publicationen ist für litterarische Details und Historisches ein für allemal zu verweisen.

Hier ist ferner nicht mehr zu reden von der Litteratur der Flechtenfrüchte und dessen, was sich auf diese bezieht. In Cap. III und V ist darüber das Nöthige angegeben. Es bleibt daher nur übrig, die Quellen, soweit sie nicht schon unter vorstehendem Texte notirt sind, noch zu nennen, welche unserer Darstellung als Grundlage gedient haben. Auch in den citirten Arbeiten ist noch weiterer Litteraturnachweis zu finden.

G. F. W. Meyer, Entwickelung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten. Göttingen. 1825.

E. Fries, Lichenographia Europaea reformata. Lundae. 1831. Einleitung.

Wallroth, Naturgeschichte der Flechten. 2 Bände. Frankfurt. 1825—27.

Körber, De gonidiis Lichenum. Diss. inaug. Berol. 1839. — Ueber die individuelle Fortpflanzung d. Flechten. Flora. 1841. Nr. 1 und 2.

Bayrhoffer, Einiges über die Lichenen und deren Befruchtung. Bern. 1851.

L. R. Tulasne, Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. Ann. Sc. nat. 3e Sér. Tom. XVII, mit 16 Tafeln.

Speerschneider, Anatomie und Entwickelung der Hagenia ciliaris. Bot. Ztg. 1853, p. 705, 1854, p. 593; —— der Usnea barbata dasypoga, ibid. 1854, p. 193; —— der Parmelia Acetabulum, ibid. 1854, p. 481; —— der Ramalina calicaris, ibid. 1855, p. 345; — der Peltigera scutata, ibid. 1857, p. 521.

Nylander, Synopsis meth. Lichenum. Vol. I. Paris. 1858—60.

Th. M. Fries, Genera heterolichenum recognita. Upsala. 1861.

S. Schwendener, Ueber den Bau und das Wachsthum des Flechtenthallus. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich, 1860.

Idem, Untersuchungen über den Flechtenthallus. In Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. Heft 2, 3 u. 4. Leipzig. 1860—68.

——, Ueber Ephebe. Flora 1863.

——, Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel. 1869.

——, Erörterungen zur Gonidienfrage. Flora 1872.

——, Die Flechten als Parasiten der Algen. Verhandl. d. Baseler Naturf. Gesellschaft 1873. — Vgl. auch Bot. Zeitg. 1868, p. 289 u. 1870, p. 59.

E. Bornet, Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. XVII, 1. Taf. 6—16 u. Ibid. T. XIX, No. 5.

Baranetzki, Beitr. z. Kenntn. etc. d. Flechtengonidien. Mélanges Biolog. Acad. Petersbourg. T. VI. Decbr. 1867. Pringsheim's Jahrb. VII (1868).

Famintzin u. Baranetzki, Zur Entwickelungsgesch. d. Gonidien u. Zoosporenbildung d. Flechten etc. Bot. Zeitg. 1867, p. 189. Mém. Acad. St. Petersbourg. 7. Ser. T. XI u. Bot. Zeitg. 1868.

---

1) Flora, 1878, p. 209 ff. — Ferner A. Minks, das Microgonidium, ein Beitr. z. Kenntniss d. wahren Natur d. Flechten. 8⁰. Basel 1879. Vgl. ferner Just's Jahresber. 1876 und folg.

M. Woronin, Sur les Gonidies du Parmelia pulverulenta. Ann. Sc. nat. 5. Sér. T. XVI. 317.

M. Reess, Ueber d. Entstehung d. Flechte Collema glaucescens. Monatsber. d. Berlin. Acad. Oct. 1871.

Id. Ueber die Natur d. Flechten. Samml. wissensch. Vorträge v. Virchow u. v. Holtzendorff, Heft 320 (1879).

A. Borzi, Intorno agli officii dei Gonidii de' Licheni. N. Giorn. Bot. Ital. Vol. VII (1875).

M. Treub, Lichenencultur. Botan. Ztg. 1873.

——, Id. Onderzoekingen over de Natuur der Lichenen. Diss. Leiden 1873 (ausser den eigenen Unters. sorgfältige histor. Darstellung).

A. B. Frank, Biolog. Verhältnisse einiger Krustenflechten. In Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. II.

E. Stahl, Beitr. z. Entwickelungsgesch. d. Flechten. II. Leipz. 1877.

O. Mattirolo, Contribuzione allo studio del genere Cora. N. Giorn. Botan. Ital. Vol. XIII. 1881.

F. Johow, Ueber westind. Hymenolichenen. Sitzgsber. d. Berlin. Acad. 21. Febr. 1884.

Zweiter Theil.

Die Mycetozoen.

Capitel VIII. Morphologie und Entwickelungsgang.

Unter dem Namen Mycetozoen fasse ich hier eine derzeit gegen 300 Arten zählende Abtheilung pilzähnlicher Organismen zusammen, deren Hauptcontingent gebildet wird von den Myxomyceten, Myxogasteres Fries, Schleimpilzen, welchen sich die kleine, von van Tieghem als Acrasieen unterschiedene Gruppe anschliesst.

Die Pilzähnlichkeit der Mycetozoen besteht theils in ihrer Lebens- und Ernährungsweise; theils darin, dass sie Reproductionsorgane bilden, welche nach ihrem Bau und ihren biologischen Eigenschaften mit Pilzsporen nahe übereinstimmen. Eine jener der Pilze entsprechende Sporen-Terminologie wird daher auch hier angewendet. Dies sei zur Orientirung für die nun folgende Einzelbetrachtung vorausgeschickt.

Myxomyceten.

§ 118. Die reife Spore der Myxomyceten ist rund oder ellipsoidisch und hat den Bau einer einfachen Pilzspore. (Vgl. unten, Fig. 182, 183, 193). Ein je nach Einzelfall verschieden derbes, farbloses oder gefärbtes, glattes oder mit characteristischer Oberflächensculptur ausgestattetes Epispor umschliesst einen dichten, homogen trüben Protoplasmakörper. In diesem liegt ein, in abnorm grossen Exemplaren manchmal zwei Zellkerne in Form durchscheinender runder Körper mit kleinem centralen minder durchscheinenden Nucleolus. Selten sind in dem Protoplasma noch andere geformte Körper eingeschlossen, welche nicht genau untersucht, gewöhnlich aber als Oeltröpfchen oder Schleimklumpen bezeichnet sind.

Die Sporen haben bei den meisten darauf untersuchten Arten von dem unten (§ 120) noch näher zu bezeichnenden Zeitpunkte der Reife an die Fähigkeit zu keimen.

Nur für die Cribrarieen und Tubulinen sind sämmtliche bisherige Keimungsversuche erfolglos geblieben.

Die Keimung erfolgt unter den unten näher anzugebenden Bedingungen; bei den meisten Arten, wenn die Sporen in Wasser kommen.

Die keimende Spore (Fig. 182) schwillt zunächst durch Wasseraufsaugung an, in dem Protoplasma erscheinen nahe seiner Oberfläche eine oder zwei kleine, abwechselnd verschwindende und wiederauftretende Vacuolen, in dem Protoplasma beobachtet man oft drehende Bewegungen, endlich — meist 12 bis 24 Stunden nach der Aussaat — reisst die Membran auf, und der Protoplasmakörper quillt oder kriecht langsam aus der Oeffnung hervor. Er beginnt nun in der Regel sofort, oder nach vorübergehend, unter Annahme von Kugelgestalt eintretender Ruhe, amoeboide Bewegungen, undulirende Umrissänderungen, Austreibung und Wiedereinziehung spitzer Fortsätzchen, und streckt sich dabei zu einem länglichen Körper, welcher sich, Schwärmsporen ähnlich, im Wasser fortbewegt und als Schwärmer bezeichnet wird. (Fig. 182, *d—f*).



Fig. 182.

Die Structur des Schwärmers ist eine ähnliche wie vor dem Ausschlüpfen, nur dass die Körnchen des Protoplasmas in dem grösseren, bei der Bewegung hinteren Theile des Schwärmers angesammelt sind, der vordere körnerfrei ist. Der Zellkern liegt in dem vorderen Theile. In dem Hinterende liegen eine bis drei Vacuolen, von denen mindestens eine eine sogenannte contractile ist, d. h. binnen etwa einer Minute abwechselnd bis zum völligen Verschwinden kleiner wird, dann wieder auftritt und sich bis zu einem $^1/_3$ bis $^1/_2$ der Körperbreite betragenden Maximum ausdehnt.

Die körnigen Einschlüsse, Schleimklümpchen u. s. f. bleiben entweder in dem Schwärmer, oder sie werden vor dem Ausschlüpfen aufgelöst, oder ausgestossen und in der Membran zurückgelassen. Eine feste Membran hat der Schwärmer nicht, wohl aber findet man ihn bei genauer Beobachtung von einer ziemlich breiten, schleimig-weichen, wasserhellen und nicht scharf umschriebenen Hülle umgeben.

Die Bewegungen der Schwärmer sind von zweierlei Art: eine hüpfende und eine amoeboid kriechende. Bei ersterer schwimmt derselbe frei in dem Wasser, in der Regel mit aufwärts gerichtetem Vorderende. Dieses ist fein zugespitzt und die Spitze in eine lange, undulirend hin- und herschwingende Cilie oder Geissel (ausnahmsweise 2 Cilien) ausgezogen. Das hintere Ende ist

Fig. 182. Trichia varia. Sporen, in Wasser. *a* ungekeimt. *b—d* Ausschlüpfen des Schwärmers aus der aufgerissenen Sporenmembran. *e* älterer, cilientragender, *f* cilienloser amoeboider Schwärmer. Vergr. 390. Die (ähnlich wie in Fig. 193 *b*) fein warzige Punktirung der Sporenmembran ist in der Zeichnung weggelassen.

gewöhnlich verbreitert und abgerundet und, mit Ausnahme monströser individueller Fälle, ohne Cilie. Der so beschaffene Körper rotirt um seine Längsachse und zwar in dem Mantel eines Kegels, dessen Spitze vom Hinterende gebildet wird. Die Cilie schwingt wellig hin und her, wodurch eine schaukelnde Bewegung und ein Fortrücken nach einer Seite bewirkt wird. Die Rotation fehlt zuweilen. Gleichzeitig zeigt der Körper fortwährend mannichfache wellige Bewegungen seiner Oberfläche, Krümmungen, Zusammenziehung und Wiederausstreckung.

Bei der kriechenden Bewegung liegt der Schwärmer dem festen Substrat auf, entweder wurmförmig nach einer Seite fortrückend, die Cilie vorangestreckt; oder rundliche Gestalt annehmend und wechselnd nach allen Seiten hin Fortsätze, Pseudopodien austreibend und wieder einziehend. Beide Arten der Bewegung, die kriechende und die hüpfende, gehen vielfach in einander über und können nicht selten an demselben Individuum mit einander abwechselnd beobachtet werden unter anscheinend wechselnder Einziehung und Wiederausstreckung der Cilie. Die mit rein amoeboider Bewegung ausgestatteten Schwärmer sind unnöthiger Weise mit dem Namen Myxamöben benannt worden.

Die Schwärmer vermehren sich durch Zweitheilung, und zwar, wie aus ihrer in manchen Aussaaten enorm wachsenden Menge zu schliessen ist, mehrere Generationen hindurch. Vor der Theilung wird die Bewegung träger, der Schwärmer zieht sich zur Kugelform zusammen, Cilie und Vacuolen verschwinden. Hierauf erscheint in der Mitte eine ringförmige Einschnürung, welche rasch tiefer wird, um den Körper nach wenigen Minuten in zwei kugelige Hälften zu theilen. Diese nehmen sofort wiederum die Eigenschaften beweglicher Schwärmer an. Der Kern wird während der Theilung undeutlich, ohne jedoch ganz zu schwinden, und nach Anologie ist anzunehmen dass er gleichfalls eine Theilung erfährt. Ausnahmen von der beschriebenen Regel wurden gefunden bei Chondrioderma difforme und Didymium praecox, indem hier ungefähr ebenso häufig wie das oben beschriebene Ausschlüpfen, eine Theilung des Protoplasmas innerhalb der Sporenmembran, und somit ein Auskriechen von je zwei Schwärmern stattfand. Sodann fanden Famintzin und Woronin bei den Ceratieen, dass der aus der Spore ausgeschlüpfte Protoplasmakörper immer durch successive Zweitheilungen in 8 Portionen zerfällt, welche sich dann als cilientragende Schwärmer trennen.

§ 119. Die weitere Entwickelung der Schwärmer besteht darin, dass sie sich zu grösseren beweglichen Protoplasmakörpern, Plasmodien nach Cienkowski's Bezeichnung, vereinigen. Die hierbei stattfindenden Vorgänge hat Cienkowski bei Didymium leucopus Fr., Chondrioderma difforme, (Did. Libertianum) und Perichaena liceoides Rost. (Licea pannorum Cienk.) auf dem Objectträger direct und lückenlos verfolgt. Eine Anzahl von mir mitgetheilter minder vollständiger Beobachtungen an Lycogala, Fuligo, Stemonitis, sowie die Aehnlichkeit aller fertigen Plasmodien unter einander begründen die Annahme eines im Wesentlichen gleichen Entwickelungsvorganges für alle Myxomyceten.

Die direct beobachteten Erscheinungen bei der Plasmodienentwickelung

sind folgende. (Vgl. Fig. 183.) Einige Tage nach der Aussaat werden die Theilungen seltener, die Schwärmer haben, wenigstens der Mehrzahl nach die kriechende, cilienlose Form, viele sind grösser als zu Anfang und enthalten einzelne grössere, stark lichtbrechende Körnchen. Sie treten nun zu zwei bis vielen in Gruppen dicht zusammen und wieder auseinander, endlich sieht man je zwei bis drei in innige Berührung treten und miteinander zu *einem* Körper, dem jungen Plasmodium verschmelzen. Dieses übt, in nicht erklärter Weise, eine Anziehung auf andere Schwärmer der gleichen Species; solche treten successive an seine Oberfläche um mit ihm zu verschmelzen. Das neugebildete Plasmodium ist durch beträchtlichere Grösse von den cilienlosen Schwärmern unterschieden. Seine Bewegungen und Formveränderungen sind wesentlich die gleichen wie bei diesen.

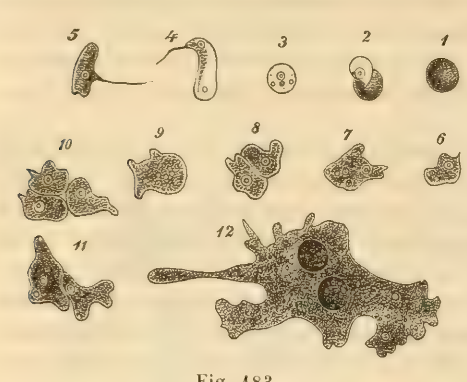


Fig. 183.

Einmal durch die Schwärmerverschmelzung angelegt wachsen die Plasmodien. Sie erhalten in Folge hiervon im allgemeinen die Gestalt verzweigter Stränge und im Vergleich mit den Schwärmern gewaltige Dimensionen (Fig. 183, *12*, 185). Letzteres gilt besonders von manchen Physareen (Calcareen Rostaf.); die stärkeren Zweige können hier die Dicke einer starken Borste und mehr erreichen und ein Plasmodium, als reich verästelte, netz- oder gekröseartige Ausbreitung, zoll- bis fussgrosse Flächen bedecken. So z. B. Fuligo varians (»Aethalium septicum« der Autoren), Leocarpus vernicosus, Didymium serpula, praecox, Diachea elegans. Andere Physareen-Species, z. B. Chondrioderma difforme, Didymium leucopus Fr. haben übrigens durchschnittlich viel kleinere, mit blossem Auge eben noch gut oder kaum sichtbare Plasmodien und für alle bisher untersuchten Nicht-Physareen gilt das Gleiche.

Die Physareen-Plasmodien breiten sich bei hinreichender Wasserzufuhr auf der Oberfläche des Substrats — gewöhnlich verwesender Pflanzentheile — aus als Adern und Adernetze, welche seit Micheli und besonders seit Fries' trefflichen Beschreibungen bekannt und ihres gekröseartigen Aussehens halber Mesentericae genannt worden sind. Da ihre Ausbreitung auch leicht auf Objectträgern geschieht, so ist an ihnen die Structur und Gestaltung vorzugsweise untersucht. (Fig. 184, 185.) Sie sind der Hauptmasse nach Proto-

Fig. 183. Chondrioderma difforme. *1* Reife Spore. *2* Keimung derselben. *3—5* Schwärmer; *6*, *7* solche in der amöboiden Form. *8* Zwei amöboide Schwärmer in fester Berührung, *9* dieselben zu *einem* Plasmodiumanfang verschmolzen. *10* Drei Schwärmer in Berührung; *11* zwei derselben verschmolzen, der dritte noch nicht. *12* Junges Plasmodium; es hat zwei Sporen in sich aufgenommen. Vergr. 350. Nach Cienkowski aus Sachs, Lehrb.

plasmakörper, von weicher, rahmartiger Consistenz, leicht zu formloser Schmiere verstreichbar; meist farblos, bei manchen Arten, wie Fuligo, Leocarpus vernicosus, Didym. serpula gelb; rothgelb bei Physarum psittacinum. Mit dem Mikroskop unterscheidet man an ihnen eine farblose, homogen trübe, hyaloplasmatische Grundsubstanz, welche gewöhnlich für sich allein auftritt als eine Randschicht von wechselnder Breite; und einen Körner führenden, die Hauptmasse des Körpers bildenden Theil. Besonders in dem letztern, aber auch in dem Hyaloplasma sind nicht selten Vacuolen vorhanden, theils wechselnd ver-

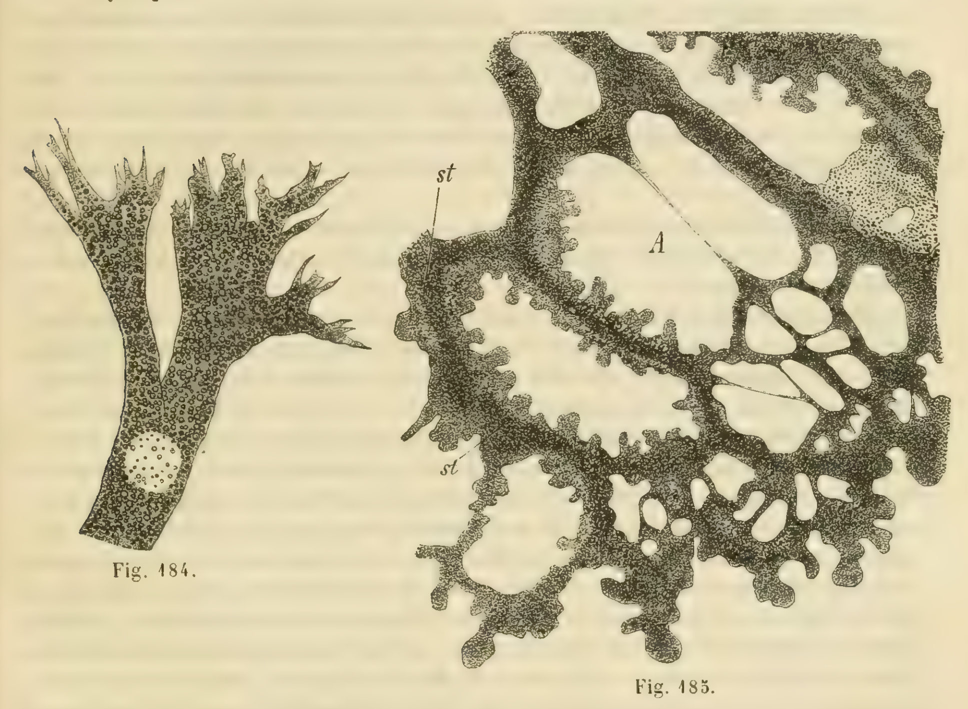


Fig. 184.

Fig. 185.

schwindende und wiederauftretende, theils stabilere. Die Körner sind nach Arten und Individuen wohl verschieden reichlich, immer jedoch in so grosser Menge vorhanden, dass sie die Hauptmasse des Körpers in hohem Maasse. stärkere Zweige von Fuligo z. B. bis zu gänzlicher Undurchsichtigkeit trüben, Sie sind theils von im Einzelnen nicht genauer bestimmbarer Beschaffenheit, theils bestehen sie aus kohlensaurem Kalk. Diese Kalkkörnchen bilden bei den Physareen den grössten Theil der Körnermasse; sie sind kugelig, dunkel contourirt, glänzend und ziemlich gleich gross. Der gelbe Farbstoff ist wo er vorkommt vorzugsweise Begleiter der Kalkkörner; er bildet theils einen dünnen Ueberzug über die einzelnen, theils grössere rundliche zart umschriebene

Fig. 184. Chondrioderma difforme. Zweigende eines Plasmodiums. Vergr. 390.
Fig. 185. Didymium leucopus. Randstück eines kleinen Plasmodium-Netzes. Vergr. 100. Nach Cienkowski aus Sachs, Lehrb.

Körper, in deren Mitte ein oder mehrere Kalkkörner eingelagert sind. Er ist, wenigstens bei Fuligo und Didym. Serpula in Alkohol löslich.

Zellkerne wurden in den Plasmodien früher nicht gefunden. Cienkowski hatte sogar ausdrücklich angegeben, dass die in den Schwärmern vorhandenen mit der Verschmelzung dieser verschwinden. Schmitz[1]) und Strasburger[2]) haben jedoch neuerdings in dem Plasmodium zahlreiche Kerne nachgewiesen, von denen anzunehmen ist, dass sie die persistenten Kerne der Schwärmer und deren Theilungsproducte sind.

Neben den dem Plasmodium eigenen Formbestandtheilen kommen in seinem Innern häufig fremde Körper der verschiedensten Art vor, Sporen von Pilzen und Myxomyceten (vgl. Fig. 183, 12), Pflanzentheilchen u. s. f. Sie werden, wie unten noch zu besprechen ist, von Aussen ins Innere des wachsenden und sich bewegenden Plasmodiums aufgenommen, man kann sagen eingeschluckt, und seien hier einstweilen mit dem Namen feste Ingesta bezeichnet.

Eine ausführliche Untersuchung der complicirten stofflichen Zusammensetzung des Plasmodiums von Fuligo hat Reinke[3]) mitgetheilt. Auf dieselbe sei hier verwiesen.

Die amoeboiden Bewegungen der Schwärmer dauern an den Plasmodien fort. Man bemerkt sie an grösseren Exemplaren bei andauernder Beobachtung schon mit blossem Auge. Das Mikroskop zeigt an allen Zweigen einen continuirlichen Wechsel des Umrisses, theils in Form leichter welliger Bewegung, theils eines steten Austreibens und Wiedereinziehens kleiner spitzer tentakelartiger Fortsätzchen oder Pseudopödien. Einzelne dieser, oder einzelne flache Vorragungen der Hauptäste schwellen zu kolbiger Form und alsbald zu grösseren Zweigen an, während anderwärts Aeste kleiner werden und allmählich in den Hauptstamm zurückfliessen. Hier wachsen zwei Aeste gegen einander bis sie sich berühren und zu einer Anastomose verschmelzen; dort schnürt sich ein Ast irgendwo ein bis zur Trennung in zwei Stücke. Durch diese Vorgänge kann ein Plasmodium in mehrere getrennt und mehrere zu einem vereinigt werden; doch findet nach Cienkowski's und meinen Beobachtungen die Vereinigung niemals zwischen Plasmodien verschiedener Species statt. Die Aeste jeden Grades und jeder Stärke nehmen an den Bewegungen Theil, am lebhaftesten je kleiner sie sind. Der Wechsel der Bewegungen findet an allen Puncten des Plasmodiums statt, so jedoch, dass an einer Seite das Austreiben, an der entgegengesetzten das Einziehen der Aeste vorwiegt. Daher ein oft lebhaftes Fortrücken, eine Locomotion des Plasmodiums nach der Seite des vorwiegenden Austreibens und die Gestaltung des bei diesem Fortrücken vorangehenden vordern Theils des ganzen Körpers zu einem fächerförmig ausgebreiteten System von an ihren Enden schwellenden Zweigen, welche durch zahlreiche wechselnde Anastomosen zum Netze verbunden wer-

---

1) Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. 4. Aug. 1879.

2) Zellbildung u. Zelltheilung, 3. Aufl. p. 79.

3) Unters. aus d. Botan. Laboratorium der Univers. Göttingen II. Berlin 1881. Studien über d. Protoplasma von J. Reinke u. H. Rodewald.

den; oder, anders ausgedrückt, zu einer sieb- oder netzartig durchbrochenen Platte welche von den stärkeren Zweigen wie von geschwollenen Adern durchzogen und mit wulstig gekerbtem Rande versehen ist (Fig. 185).

Neben diesen amöboiden Bewegungen, grossentheils mit ihnen in augenscheinlich directestem Zusammenhang, anderntheils aber auch wohl von ihnen wenigstens scheinbar unabhängig, finden im Innern des Körpers mannichfache und lebhafte Verschiebungen und Bewegungen statt. Erstlich die schon erwähnten örtlich wechselnden An- und Abschwellungen der randständigen Hyaloplasmaschichte. Zweitens nach Richtung und Geschwindigkeit wechselnde stromähnliche Verschiebungen des inneren, körnerführenden Plasma. Schon die wechselnde Breite des Hyaloplasmasaumes zeigt ein wechselnd ungleich weites Vordringen der Körnermasse gegen die Peripherie an. Ins Innere setzt sich diese Bewegung fort in Form von Strömen, die theils durch die ganze Breite eines Astes verlaufen, theils schmale Bahnen durch anscheinend ruhende Umgebung zurücklegen. Die Bewegungen sind vorzugsweise gegen die schwellenden vorrückenden Zweigenden gerichtet, in diese strömt die Körnermasse ein; hiermit abwechselnde rückläufige Bewegungen sind an ihnen schwächer und minder ausgiebig. An den im Eingezogenwerden begriffenen Zweigen findet das Umgekehrte statt. Allein auch ohne diesen vorherrschenden direct erkennbaren Zusammenhang mit dem amöboiden Gestaltwechsel kann im Innern des Körpers Bewegung und Strömung auf's manichfaltigste mit Ruhe abwechseln.

Ausführlicheres über diese Erscheinungen ist in den Monographien und in in der seit meiner ersten Arbeit über den Gegenstand erschienenen physiologischen Litteratur nachzusehen. Vgl. auch unten § 126.

Die Oberfläche der Physareen-Plasmodien, welche ich untersucht habe, wird von einer schleimig-weichen, nach aussen nicht scharf abgegrenzten Hülle überzogen, welche von der Randschichte wohl zu unterscheiden ist. Sie bildet um die stärkeren Zweige einen oft über 0,01 Mm dicken Saum, welcher an sich farblos und glashell, sehr oft aber mit anklebenden Schmutztheilchen bedeckt ist. Sie besteht aus einer klebrigen, im Wasser quellenden, in Alkohol schrumpfenden, durch Iod kaum gefärbten, also vom Protoplasma verschiedenen Substanz. Sie folgt den Bewegungen passiv. An den Orten, welche ein Plasmodium verlassen hat, bleiben von ihr oft Theile kleben, als dünne Schleimstreifchen. Um die rasch anschwellenden Zweigenden ist die Hülle oft sehr dünn, um die feinen Pseudopodien nicht nachweisbar, also entweder von diesen durchbohrt oder bis zur Unkenntlichkeit vorgetrieben.

Die Plasmodien der Stemoniteen, Trichiaceen, Ceratieen und Lycogala haben in der Hauptsache jedenfalls die gleiche Structur und Beweglichkeit wie die der Physareen. Nur ermangeln sie immer der Kalkkörnchen, erscheinen daher meistens viel feinkörniger als bei genannter Gruppe. Die schwarzblauen oder violettbraunen Plasmodien der Cribrarien und Dictydien enthalten grosse braune, aus organischer Substanz bestehende Körnchen, sind übrigens noch sehr unvollständig untersucht. Die in faulem Holze lebenden Plasmodien von Lycogala sind von einer derben, farblosen Membran umgeben; ähnliches beobachtete ich früher bei Arcyria punicea. Wie

sich diese Membran bei den Bewegungen verhält, ist noch zu untersuchen; an in Wasser cultivirten Exemplaren von Lycogala konnte ich sie früher nicht wahrnehmen. Die von Stemonitis fusca fand ich, zur Zeit ihres Hervortretens aus dem Substrat zum Behuf der Sporangienbildung, von einer mächtigen Hülle umgeben, deren stärkere innere Schicht durch Iod dunkelblau gefärbt wird, während eine dünne äussere Schicht farblos bleibt. Alle die letzterwähnten Plasmodien sind unscheinbare Körper, deren stärkere Aeste bei Arcyria punicea nicht über 16 μ, bei Lycogala nicht über 24 μ dick werden. Sie leben meist im Innern fauler Pflanzentheile, zumal faulen Holzes und werden dem unbewaffneten Auge erst sichtbar, wenn sie zum Behuf der Sporangienbildung an die Oberfläche treten.

§ 120. Transitorische Ruhezustände. Die beweglichen Entwickelungsglieder der Myxomyceten haben die Fähigkeit, in Ruhezustände überzugehen, aus welchen sie, unter geeigneten Bedingungen, wiederum in den Zustand der Beweglichkeit zurückkehren können. Man kennt zur Zeit drei Ruheformen: Mikrocysten, derbwandige Cysten (Cienkowski) und Sclerotien.

Wie Culturen von Chondrioderma difforme gezeigt haben, sind diese transitorischen Ruhezustände keine nothwendigen Glieder des Entwickelungsganges. Ihre Bildung scheint vielmehr überall dadurch veranlasst zu werden, dass die Fortentwickelung der Schwärmer zu Plasmodien oder dieser zu Sporangien gestört wird durch unzureichende Ernährung, langsame Austrocknung, langsame Abkühlung unter ein gewisses Minimum. Allerdings liegt eine Anzahl von Beobachtungen vor, welche auf noch andere, zur Zeit unbekannte Ursachen hindeuten. Die Wiederaufnahme der Beweglichkeit erfolgt, wenn die Körper nach Austrocknuug (bei geeigneter Temperatur) wiederum in Wasser gebracht werden.

Mit dem Namen Mikrocysten hat Cienkowski den Ruhezustand der Schwärmer bezeichnet. Unter den angegebenen Bedingungen nehmen diese die Gestalt von Kugeln an, welche kleiner als die Sporen, von einer sehr zarten, farblosen Membran umgeben (Perichaena liceoides nach Cienkowski) oder membranlos, aber mit einer sehr festen Randschicht versehen sind. Im Uebrigen bleibt ihre Structur der von beweglichen Schwärmern gleich; nur dass die Vacuolen in vielen Fällen verschwinden und das Protoplasma grössere Dichtigkeit erhält. Die Schwärmer bleiben in diesem eingekugelten Zustande bei völliger Austrocknung lebensfähig, über zwei Monate lang bei Did. praecox, difforme; wann ihre Lebensfähigkeit aufhört, ist noch nicht untersucht. Wieder in Wasser gebracht, kehren sie zu der beweglichen Schwärmerform zurück, um so schneller, je kürzer die Austrocknung gedauert hatte. Die von Perichaena liceoides streifen hierbei ihre Membran ab.

Die derbwandigen Cysten und Sclerotien sind Ruhezustände der Plasmodien. Jene wurden von mir bei Fuligo in vereinzelten Fällen beobachtet, von Cienkowski bei Perichaena liceoides in ihrer Entwickelung vollständig verfolgt. Bei beiden Arten waren es jugendliche Plasmodien, welche die Cysten bildeten. Nach Cienkowski's Beobachtung theilt sich das Plasmodium durch Zerreissung seiner Zweige in Stücke von sehr ungleicher Grösse, welche

ihre Fortsätze einziehen und die Gestalt glatter Kugeln annehmen. Auf der Oberfläche dieser tritt nun eine Membran auf, welche beträchtliche Dicke, runzelig krause Oberfläche und dunkelbraune Farbe erhält. Innerhalb dieser Membran zieht sich das Protoplasma noch weiter zusammen und bildet an seiner Oberfläche eine zweite, doppelt contourirte Haut. Nach mehrwöchentlichem Austrocknen wiederum in Wasser gebracht, blieben die Kugeln zuerst einige Wochen lang unverändert, dann traten langsame wellige Bewegungen des Protoplasmaskörpers ein, endlich sah man diesen anschwellen, die umgebenden Häute durchbohren, und mit allen Eigenschaften eines Plasmodiums versehen, langsam aus denselben hervorkriechen.

Die Sclerotien sind die Ruhezustände der erwachsenen Plasmodien. Sie wurden beebachtet bei Didymium leucopus, difforme, serpula, Fuligo, Physarum sinuosum, Perichaena liceoides und einer Anzahl nicht näher bestimmter Physareen, vielleicht auch von Corda (Icon. fung. II, Fig. 87, *b*) bei Stemonitis. Sie stellen zum Theil die Formen dar, aus welchen Persoon seine Pilzgattung Phlebomorpha bildete.

Wenn ihre Bildung beginnt, werden die feineren Fortsätze des Plasmodiums eingezogen, dieses nimmt die Gestalt einer siebartigen Platte oder (Fuligo) eines unregelmässig höckerigen oft einige Millimeter grossen Knöllchens an, die Körner vertheilen sich gleichmässig in der Grundsubstanz, die festen Ingesta werden ausgestossen, allmählich hört die Bewegung auf und der ganze Körper zerfällt in eine Unzahl rundlicher oder polyedrischer Zellen von durchschnittlich 25 μ bis 40 μ Durchmesser. Der Körper erhält hiermit wachsartige Consistenz und trocknet zu einer hornartig spröden Masse ein, ähnlich vielen Pilzsclerotien.

Die einzelne Zelle besteht der Hauptmasse nach aus einem festen Protoplasmakörper, welcher Vacuolen verschiedener Zahl und Grösse, Pigment und Körner in ähnlicher Vertheilung wie die beweglichen Plasmodien einschliesst und meist eine scharf abgesetzte Randschicht zeigt. Kerne werden nicht fehlen, sind aber bisher nicht beobachtet worden. An den kräftig entwickelten Sclerotien mancher Arten (z. B. Fuligo, Didym. serpula) ist der Protoplasmakörper von einer deutlichen farblosen Membran umgeben, welche bei den genannten beiden Arten in Iod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod Cellulosereaction zeigt. Die Membranen sind mit einander fest verbunden, entweder unmittelbar oder (Fuligo) durch eine homogene, in Wasser erweichende Zwischensubstanz. Kleine, schwach entwickelte Exemplare der genannten Arten, sowie alle bis jetzt untersuchten Sclerotien anderer (z. B. Did. difforme) lassen keine deutlichen Membranen um die Protoplasmakörper erkennen.

Die Aussenfläche der Sclerotien wird meistens von einer Lage jener homogenen quellbaren Substanz bedeckt, welche sich bei Aethalium zwischen den Zellen findet. Auf derselben sind ferner vielfach (Fuligo, Didymium) Schuppen oder Körner, oder Krystalle von kohlensaurem Kalk abgelagert, welcher bei der Sclerotienbildung ausgeschieden werden muss.

Wenn ein reifes, trockenes Sclerotium in Wasser gebracht wird, so quillt es sofort auf, und, oft schon nach 6 bis 15 Stunden, bei älteren Exemplaren nach längerer, selbst mehrere Tage dauernder Frist, fliessen seine Zellen

wiederum zu einem beweglichen Plasmodium zusammen. Wo Cellulosehäute vorhanden sind, werden diese zuvor aufgelöst. Der Vorgang beginnt an der Oberfläche und schreitet nach der Mitte zu fort.

Beobachtet man isolirte Sclerotienzellen, so sieht man einige Stunden nach dem Befeuchten contractile Vacuolen in ihnen auftreten, dann beginnt Austreibung beweglicher Aeste und Pseudopodien und Fortkriechen nach Art von Plasmodien. Wo die beweglichen Zellen einander begegnen und berühren, verschmelzen sie, wo sie noch ruhenden begegnen, werden diese verschluckt. Auf diese Weise entsteht allmählich ein grösseres, viele verschluckte Sclerotiumzellen enthaltendes Plasmodium. Diese von Cienkowski zuerst an Did. difforme beobachteten Erscheinungen geben über die Entstehung des Plasmodiums aus dem zusammenhängenden Sclerotium Aufschluss. Auch in den aus unzerlegten Sclerotien neu entstandenen Plasmodien sieht man immer eine Menge Sclerotiumzellen, theils unveränderte, theils deutlich abgestorbene, von dem Körnerstrome mitgeführt werden. Nach und nach werden dieselben seltener, um zuletzt ganz zu verschwinden; sie werden also entweder aufgelöst oder verschmelzen mit der übrigen Plasmodiensubstanz.

Die trockenen Sclerotien, welche untersucht sind, bleiben zumeist etwa 6 bis 8 Monate lebenskräftig. Fuligo und Didym. serpula verbringen, nach mehrfacher directer Beobachtung, kalte und trockene Jahreszeit im Sclerotiumzustand, um bei feuchter und warmer Witterung wieder in den beweglichen überzugehen. Länger als 7 bis 8 Monate dauerte die Lebensfähigkeit in den meisten beobachteten Fällen nicht, doch blieben Sclerotien von Didym. serpula über ein Jahr lebend (andere nur 7 Monate), und Léveillé[1]) führt eine Beobachtung an, derzufolge ein Myxomycetensclerotium nach 20jähriger Aufbewahrung noch in den beweglichen Zustand übergegangen sein soll.

§ 121. Entwickelung der Sporenträger und Sporangien.

Die Entwickelung der Plasmodien findet ihren Abschluss mit der Bildung der Sporen im Innern von Behältern, Sporangien, oder auf der Aussenseite von Trägern: Sporophoren. Letztere sind dem Ceratieen, erstere den übrigen Myxomyceten eigen. Man kann daher mit Rostafinski jene als exospore, die anderen als endospore Myxomyceten unterscheiden.

Die Sporangien der endosporen Formen sind Blasen, welche meist die Grösse von 1 Mm erreichen oder selbst beträchtlich übersteigen, und sich von dem Substrat gestielt oder ungestielt erheben oder aber diesem in Form von runden oder platten Schläuchen aufliegen. Ihr fertiger Bau wird im § 121 näher beschrieben werden. Ihre Entwickelung aus dem Plasmodium gliedert sich in die successiven Abschnitte der Formung, der Wandausbildung, der Sonderung des Sporenplasmas, endlich der Bildung der Sporen und des diese bei vielen Genera begleitenden Capillitiums. Diese Vorgänge sind wiederum am übersichtlichsten, und am vollständigsten untersucht bei den kalkführenden Physareen, Rostafinski's Calcareen, und hier zunächst für diese zu beschreiben.

Die Formung besteht in den zuerst ins Auge zu fassenden einfacheren

---

1) Ann. sc. nat. 2. Sér. T. XX, p. 216.

Fällen darin, dass ein auf dem Substrat ausgebreitetes Plasmodium sich entweder ganz zum Sporangium umgestaltet, oder sich in eine — oft grosse — Anzahl von Stücken trennt von denen jedes Umgestaltung erfährt. Letztere erfolgt nach dem gleichen Modus amöboider Protoplasmabewegung wie der Gestalt- und Ortswechsel des in Vegetation begriffenen Plasmodiums, nur mit der Besonderheit, dass bei der Sporangienformung die Protoplasmamassen durch Einziehen der Verzweigungen mehr und mehr verbreitert und abgerundet werden und zuletzt stabile Formen annehmen. Die flach dem Substrat aufliegenden Sporangien sind ihrer Gestaltung nach nichts anderes als solche zusammengezogene und angeschwollene Plasmodiumstücke. Aufrechte, mit schmaler oder stielförmiger Basis ansitzende Sporangien beginnen als knotige Anschwellungen eines Plasmodiumastes und erheben sich allmählich zu ihrer definitiven Form, indem das angrenzende Protoplasma in sie einwandert und sich emporrichtet.

Die weiche Hülle welche die eingezogenen Aeste des Plasmodiums umgab, bleibt an dem Substrat haften, um hier zu vertrocknen. Soweit sie aber die Anlage eines Sporangiums umgibt, tritt an ihrer Stelle, und augenscheinlich aus ihrem Wachsthum hervorgegangen, eine feste Membran auf, die oft mächtig werdende Sporangienwand. Bei den gestielten Formen beginnt das Stärker- und Festwerden dieser an der Stielbasis und schreitet nach oben fort. Die successive erstarkenden Membranzonen dienen dem darin aufwärts wandernden Protoplasma als Stütze,

Schon mit der Formung beginnt die Ausstossung der in dem Plasmodium etwa vorhandenen festen Ingesta. Hat das Sporangium seine definitive Gestalt angenommen, so tritt im Innern die Sonderung des Sporenplasma ein. Die Kalkkörnchen, Pigment, vielleicht auch andere zur Zeit nicht näher bestimmte Substanzen sondern sich von den übrigen, der eigentlichen Protoplasmamasse ab. Bei Physarum und nächstverwandten Genera rücken sie theils an die Wand um sich dieser ein- und anzulagern; theils sammeln sie sich zu verschiedengestalteten Klumpen an, welche im Innern des Sporangiums je nach Species verschieden angeordnet sind und bald durch Membranen zu Kalk- resp. Pigment führenden Blasen abgegrenzt werden. (Vgl. Fig. 191 unten). Bei Didymium und Nächstverwandten werden die in dem Plasmodium enthaltenen Kalkkörnchen gelöst und die Lösung aus dem Sporangium ausgegeschieden: während die Körner im Innern verschwinden, bedeckt sich die Aussenfläche mit Krystallen von Calciumcarbonat. Bei Didym. serpula, der einzigen hierher gehörenden genauer bekannten Art mit gefärbten Plasmodien wird gleichzeitig der gelbe Farbstoff im Innern des Sporangiums zu runden Klumpen zusammengeballt und diese, durch eine um sie abgeschiedene Membran, in Pigmentblasen eingeschlossen. Die nach diesen Aussonderungen übrig bleibende Hauptmasse des Protoplasma ist ein gleichmässig feinkörniger farbloser Körper. Durch Färbungen erkennt man in ihm zahlreiche zerstreute Zellkerne. Dasselbe wurde als Sporenplasma bezeichnet, weil sein bei weitem grösster Theil zur Sporenbildung verwendet wird, und zwar indem sofort nach der Sonderung die Zahl der Zellkerne rasch vermehrt wird und sich schliesslich die ganze Masse simultan theilt in rundlich polyedrische Portionen,

deren jede einen Kern einschliesst und, eine feste Membran abscheidend, zur Spore heranreift. Die eben angelegten Sporen sind meist etwas grösser, nie kleiner als die reifen.

Ein relativ kleiner Theil des Sporenplasmas wird verwandt zur Bildung des unten, § 121 als Capillitium näher zu beschreibenden Fadengerüstes, welches in dem Sporangiumraum ausgespannt ist und sowohl mit der Sporangiumwand als mit den Pigment- und Kalkblasen in Continuität tritt. Die Anlegung des Capillitiums geht immer der Sporenbildung voraus und die jüngsten beobachteten Zustände zeigten immer alle Theile desselben gestaltet und angeordnet wie zur Zeit der Reife, nur dass sie anfangs äusserst zart sind und ihre spätere Derbheit erst allmählich erlangen. Auf diese Verhältnisse ist unten zurückzukommen.

Fuligo, die »Lohblüthe«, sonst mit Physarum in allen Punkten übereinstimmend, zeigt in der Formung von den beschriebenen Erscheinungen die Verschiedenheit, dass zahlreiche Plasmodien von allen Seiten her zusammenwandern, um sich zu einem engen dichten Geflechte zu vereinigen, das eine polsterähnliche Gesammtform erhält und fussbreit und zolldick werden, übrigens auch ganz klein bleiben kann. Die Stränge des Geflechtes anastomosiren nach allen Richtungen miteinander. Sodann wandert alles Sporenplasma nach seiner Sonderung in die entsprechend anschwellenden inneren Theile des Geflechtes. Diese nehmen dann die Structur von Physarum-Sporangien an, während in den peripherischen Schichten nur Kalkkörner und Pigment innerhalb der Hüllen zurückbleiben. Letztere collabiren und trocknen ein zu einer bis mehrere Millimeter dicken kalkigen Kruste oder Rinde.

Von den übrigen, d. h. nicht zu den Physareen gehörigen endosporen Myxomyceten kann mit Bestimmtheit ausgesagt werden, dass ihre Sporangienentwickelung, vom Beginn der Formung an der soeben beschriebenen durchaus ähnlich ist. Die Entwickelung der Sporen ist überall die gleiche. Bei Trichia fallax konnte Strasburger die Vermehrung der Kerne, welche der Sporenbildung vorausgeht, durch alle Theilungsstadien verfolgen und die morphologische Uebereinstimmung dieser mit den Kerntheilungen vieler anderer Pflanzen- und Thierzellen constatiren. Von dem Capillitium gilt das nämliche wie von der Sporenbildung, mit den nach Gattungsdifferenzen selbstverständlichen Einschränkungen. Die zur Bildung des Sporenplasmas führenden Aussonderungen sind minder ausgiebig oder, z. B. bei Stemonitis, in den bis jetzt beobachteten Zuständen gar nicht zu finden, weil die dort ausgeschiedenen Stoffe hier von Anfang an fehlen. Die allerersten Anfänge der Formung sind in den meisten Fällen unvollständig bekannt wegen der Unzugänglichkeit der vegetirenden Plasmodien. Was man von ihr kennt entspricht für die meisten Genera mit einfachen Sporangien, z. B. Trichia, Arcyria, Dictydium etc. dem für Physareen beschriebenen. Andererseits entstehen die grossen, oft derbern Sporenbehälter von Lycogala, Reticularia, Lindbladia u. a. aus Anhäufung und Verflechtung zahlreicher Plasmodien, wie für Fuligo beschrieben worden ist. Rostafinski nennt alle diese aus Plasmodiengeflechten entstandenen Körper mit dem Collectivnamen Aethalien. Von den Differenzirungsprocessen bei ihrer

Entwickelung ist nicht viel mehr bekannt als aus dem reifen Zustande erschlossen werden kann.

In einem Punkte abweichend von den übrigen bekannten Formen verläuft die Gestaltung der Sporangien bei Stemonitis. Die (meist in faulem Holze lebenden) dünnen Plasmodiumstränge vereinigen sich zunächst zu stattlichen, cylindrischen oder ovalen homogenen Protoplasmakörpern, welche mit breiter Fläche dem Substrat aufsitzen. Dann wird in dem Körper eine hohlcylindrische feste Mittelsäule ausgesondert, welche sich aus dem Substrat aufliegender häutiger Basis von diesem senkrecht erhebt und akropetal progressiv wächst. Fig. 186, *a*, *b*. Die Protoplasmamasse, deren Längsachse sie durchzieht, streckt sich zunächst gleichzeitig in derselben Richtung; dann löst sie sich aber am Grunde vom Substrat los und rückt an der Mittelsäule, dieselbe fest umfassend, eine Strecke weit in die Höhe, um zuletzt stehen zu bleiben und

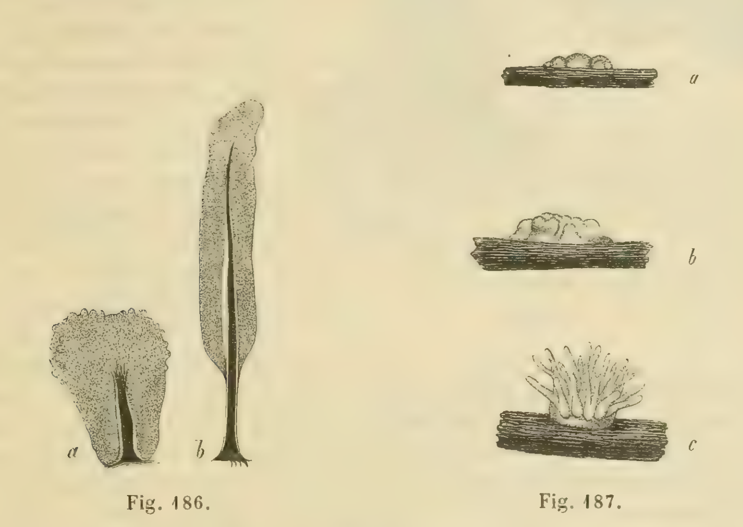


Fig. 186. Fig. 187.

sich nach dem allgemein gültigen Modus zum Sporangium auszubilden (Fig. 186, *b*). Dieses wird von dem durch das Aufrücken entblössten untern Theile der Mittelsäule als von seinem Stiele getragen. Andere, verwandte Genera verhalten sich ähnlich. Für weitere Einzelheiten muss auf die Monographien verwiesen werden.

Die Plasmodien des ectosporen Ceratium hydnoides treten zur Sporenbildung aus dem Innern des von ihnen bewohnten faulen Holzes auf die Oberfläche (Fig 187). Sie stellen hier für das blosse Auge zunächst

Fig. 186. Stemonitis ferruginea. *a* junge Sporangiumanlage mit beginnender Mittelsäule, 12 mal vergr. *b* Sporangium nach vollendeter Gestaltung; Capillitium und Sporen noch nicht gebildet, 15 mal vergr. — Beide Figuren stellen optische Längsschnitte von in Alkohol erhärteten und dann in Glycerin durchsichtig gemachten Exemplaren dar.

Fig. 187. Ceratium hydnoides. Formung der auf die Oberfläche eines Holzstücks vorgetretenen Plasmodien zu den Sporenträgern, etwa 3fache natürl. Grösse. Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *a*—*c*; *c* fertiger Zustand. Nach Famintzin u. Woronin.

Polster von weisser Farbe dar (*a*); die mikroskopische Untersuchung zeigt diese gebildet aus unzähligen mikroskopisch feinen Plasmodiumästen, welche miteinander nach allen Richtungen zu einem engen Netze verbunden sind, ähnlich wie Fig. 188, *a* unten zeigt. Die Maschen dieses werden ausgefüllt von einer hyalinen, homogenen, wässerig gelatinösen Hüllsubstanz, welche auch auf der Oberfläche des Netzes einen dünnen Ueberzug bildet. Die Formung besteht nun darin, dass von der Oberfläche des Polsters aufrechte, cylindrische oft dichotome Auswüchse vortreten, welche den Stacheln eines Hydnum ähnlich und einige Millimeter lang werden (Fig. 187 *b*, *c*). Der ganze Körper modellirt sich in diese um, nur eine dünne flache Schicht verbindet sie am Grunde. Während dieser Bewegungen verlassen die Plasmodienzweige ihre bisherige Vertheilung durch die ganze Dicke des Körpers und kriechen sämmtlich zur Peripherie, um hier ein Netz mit successive breiter werdenden Strängen und enger werdenden Maschen zu bilden, welches nur in Richtung der Oberfläche ausgebreitet ist. (Fig. 188, *a*). Dasselbe wird aussen von einer dünnen Schicht der hyalinen Hüllmasse bedeckt; der von ihm umspannte innere Theil des Körpers besteht aus dieser allein. Haben diese Formungsprocesse ihr Ende erreicht, so zerfällt das Protoplasmanetz simultan in zahlreiche, annähernd gleichgrosse polyedrische Portionen (Fig, 188, *b*). Sie enthalten je einen Zellkern, nehmen von aussen nach innen abgeplattete Gestalt an und bleiben zu einfacher, der Oberfläche epithelartig folgender Schicht gruppirt. Sofort beginnt nun jeder dieser Protoplasmakörper seine Aussenseite nach aussen vorzuwölben und sich, rechtwinklig zur Oberfläche des Ganzen, auszustrecken zur Form einer von dünn conischem Stiel getragenen Kugel, (Fig. 188, *b*). Eine zarte Membran wird hierbei ausgeschieden und innerhalb dieser wandert alles Protoplasma durch den Stiel in die kugelige Endanschwellung. Letztere erhält dann etwas derbere, ringsum gehende Membran, elliptischen Umriss, und ist hiermit zur reifen Spore geworden, welche von dem leeren hyalinen Stiele leicht abfällt.

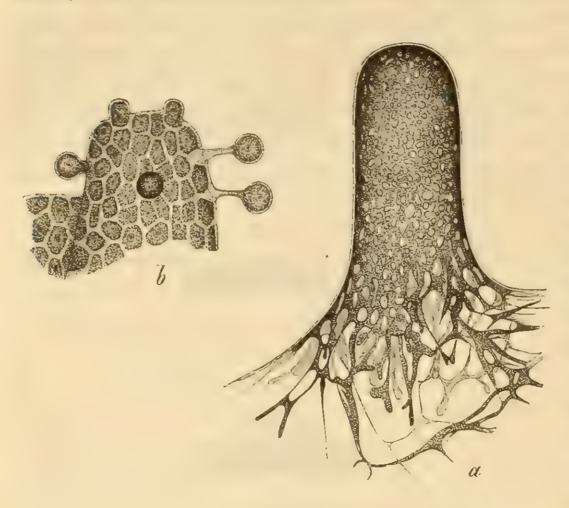


Fig. 188.

Fig. 188. *a* Ceratium hydnoides. Stück eines in Formung begriffenen Sporenträgers; die Plasmodienzweige im obern Theile schon ihre Anordnung zu dem dichten peripherischen Netze beginnend. Vergr. ca. 68. *b* C. porioides. Stück vom Rande eines Sporenträgers im Beginn der Sporenbildung; links zwei junge Sporen (sie werden später schwach ellipsoidisch) auf ihren Stielen. Vergr. 120. Nach Famintzin und Woronin.

Der ganze, gelatinöse Träger zeigt keine weiteren Veränderungen als dass er meist bald völlig zerfliesst.

Der andere bekannte ectospore Myxomycet, Ceratium porioides unterscheidet sich von dem beschriebenen nur durch die gelbe Farbe und durch die einem Polyporus-Hymenium (S. 311) ähnliche Gestalt seines Sporenträgers.

Die beschriebene Entwickelung der Träger und Behälter läuft unter günstigen Bedingungen rasch ab. Nach einer Anzahl von Beobachtungen an spontan entwickelten Physareen, Trichien, Stemoniten u. a. ist zu der Ausbildung, von dem ersten Beginn der Formung bis zur Reife, ein Zeitraum von durchschnittlich etwa 12 Stunden erforderlich; schnellere oder langsamere Entwickelung findet theils bei einzelnen Arten, theils je nach Temperatur und Wassergehalt der Umgebung statt.

Die Träger von Ceratium bilden sich nach Famintzin und Woronin im Laufe einer Sommernacht vollständig aus. Auch die Gesammtentwicklung der Species kann sehr schnell ablaufen. Bei Objectträgerculturen von Chondrioderma difforme erhielt Cienkowski nach vier Tagen ausgebildete Plasmodien, die am fünften Tage Sporangien bildeten.

Dass durch ungünstige Bedingungen Verzögerung eintreten kann ist selbstverständlich. Ein in diesen Beziehungen sehr verschiedenes Verhalten der einzelnen Arten wird angezeigt durch die Thatsache, dass viele derselben, z. B. Trichia rubiformis, clavata, varia der ganz vorherrschenden Regel nach immer nur während eines kurzen Abschnittes der jährlichen Vegetationsperiode in Sporangienbildung gefunden werden. Die biologischen Verhältnisse der meisten Arten sind noch näher zu untersuchen.

§ 122. Der Bau der reifen Träger der Sporen ist im Vorstehenden für die Ceratieen im Wesentlichen mit geschildert worden. Für die Mehrzahl der endosporen Genera sollen die nach Einzelformen sehr mannichfachen reifen Sporangien an einigen schon früher untersuchten Hauptbeispielen dargestellt werden. Für weitere Einzelheiten ist auch hier auf die Monographien, zumal Rostafinski, zu verweisen.

Zunächst ist zu unterscheiden zwischen den aus der Formung eines Plasmodiums oder eines Theiles desselben hervorgegangenen einfachen Sporangien und den aus massigen Plasmodiengeflechten hervorgehenden Aethalien im Sinne Rostafinski's.

1. Die reifen Sporangien stellen wie schon erwähnt bei den meisten Myxomyceten runde, längliche, gestielte oder ungestielte, einen bis einige Millimeter grosse Blasen dar; seltener (z. B. Didymium serpula, Trichia serpula, Licea flexuosa P.) dem Substrat aufliegende, cylindrische oder platte, netzförmige Schläuche.

Die Wand des Sporangiums wird von einer Membran gebildet, welche in ihrem Bau pflanzlichen Cellulosehäuten gleicht. Sie stellt entweder eine structurlose, hyaline, manchmal (z. B. Diachea, Physarum Spec.) überaus zarte Haut dar, oder ist dick, fest, deutlich geschichtet (z. B. Leocarpus vernicosus, Craterium, Trichia varia u. a.), bei den in der alten Gattung Diderma vereinigten

Physareen selbst doppelt, d. h. in zwei leicht von einander trennbare und oft spontan sich trennende Lagen gesondert. Warzen- und leistenförmig vorspringende Verdickungen von verschiedener Mächtigkeit finden sich in einzelnen Fällen, z. B. auf der ganzen Oberfläche der derben, olivenbraunen Aussenschichte von Licea flexuosa, auf der Innenfläche der Sporangiumbasis von Arcyria incarnata, punicea, nutans. Bei Cribraria, Dictydium zeigt die ganze Membran auf der Innenfläche vorspringende, flach-leistenförmige, zu einem zierlichen Netz verbundene Verdickungen. Je nach Gattungen und Arten ist die Membran an sich farblos oder in verschiedenen Nüancen von Violett, Braun, Roth und Gelb gefärbt. — An der Ansatzstelle setzt sich die Membran meist fort in eine, aus den vertrockneten Plasmodiumhüllen entstandene unregelmässige häutige Ausbreitung, welche das Sporangium an dem Substrate befestigt.

Die Stiele sind, abgesehen von den Stemoniteen, Röhren mit meist derber, der Länge nach gerunzelter und gefalteter Wand, welche sich oben in die des Sporenbehälters fortsetzt. Ihr Lumen steht mit dem des letzteren entweder in offener Communication (z. B. Trichia, Arcyria) oder ist von diesem durch eine Querwand getrennt; ist diese nach oben convex so wird sie Collumella, Mittelsäule genannt (Fig. 189). Der Hohlraum des Stieles ist, je nach den Arten, von verschiedener Weite und entweder leer, lufthaltig (z. B. Physarum hyalinum P.) oder in unten zu beschreibender Weise ausgefüllt.

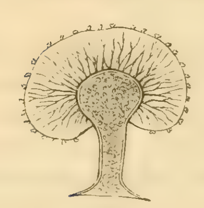


Fig. 189.

Bei den meisten kalkfreien Formen, Licea, Perichaena, Cribraria, Arcyria, Trichia u. s. f. zeigt die Membran in der Regel nur die soeben beschriebenen Structurverhältnisse. Bei einigen derselben kommen gefärbte, aus organischer Substanz bestehende Körnchen hinzu, deren Beschaffenheit und Ursprung noch näher zu untersuchen und welche bei Cribraria und Dictydium den stärkeren Verdickungsleisten eingelagert, bei Perichaena liceoides einzeln oder haufenweise der Aussenfläche aufgelagert sind. Die olivenbraune Aussenschicht von Licea flexuosa zeigt ihrer ganzen Dicke nach ein unregelmässig körniges Gefüge.

Die Sporangiumwand der meisten Physareen und Verwandten, der Calcareae Rostafinski's, ist dagegen mit dem bei Sonderung des Sporenplasmas abgeschiedenen kohlensauren Kalke incrustirt, je nach den Genera und Arten ganz oder theilweise. Bei einer Reihe von Gattungen, deren Repräsentant Physarum (Fig. 190, 191) ist, tritt der Kalk auf in Form kleiner runder Körnchen, welche theils vereinzelt der Membran ein- oder innen angelagert

Fig. 189. Didymium squamulosum A. S. = D. leucopus Fr. Reifes Sporangium neben der Mitte der Länge nach geöffnet, die Sporen entfernt, etwa 25 mal vergr.

sind, theils dichte unregelmässige Haufen auf deren Innenseite bilden. Bei vielen Arten sind die Kalkkörnchen, zumal die gehäuften, von dem oben erwähnten abgeschiedenen gelben (Ph. aureum P., Ph. sulphureum A. S. etc.) selten (Ph. psittacinum Ditm.) rothgelben Farbstoffe umgeben. Die Kalkhäufchen erscheinen in diesem Falle dem blossen Auge an dem trockenen Sporangium als gefärbte, wo das Pigment fehlt als weisse Fleckchen oder Wärzchen.

Didymium (Fig. 189) ist ausgezeichnet durch einen krystallinischen, aus sternförmigen Drusen und einzelnen kleinen Krystallen bestehenden reifartigen Ueberzug kohlensauren Kalkes auf der Aussenfläche der Sporangien. Die oben

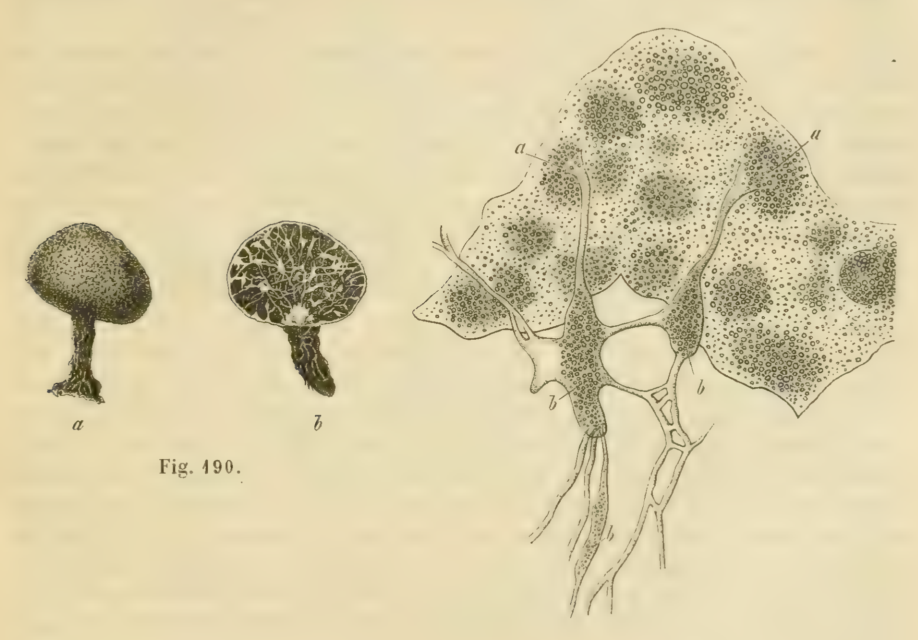


Fig. 190.

Fig. 191.

erwähnten, theils an Physarum, theils an Didymium sich anschliessenden Diderma-Formen zeigen die Sporangienwand gegliedert in eine zarte, meist kalkfreie oder kalkarme innere, und eine äussere Schicht, welche eine spröde Kalkkruste darstellt und aus dicht gehäuften, runden oder krystallinischen Kalktheilen besteht, die durch eine geringe Menge organischer Substanz zusammengehalten werden. Letztere bleibt nach Auflösung des Kalkes als eine zarte Haut zurück.

Fig. 190. Physarum leucophaeum Fr. *a* Sporangium von aussen gesehen. *b* Sporangium halbirt, Capillitiumgerüst durch Entfernung der Sporen freigelegt. Vergr. 25.

Fig. 191. Physarum leucophaeum Fr. Ein Stück Sporangiumwand mit ansitzenden Capillitiumröhren in Wasser ausgebreitet, 390fach vergr. *a* Ansatzstellen der Capillitiumröhren. *b* Kalkblasen; rechts am Rande eine der Wand ansitzende Kalkblase. Die übrige Wand von einzelnen und angehäuften Kalkkörnchen bedeckt.

Besonders reichliche Mengen in körniger oder krystallinischer Form aus dem Plasmodium ausgeschiedenen kohlensauren Kalkes sind bei vielen Calcareae der Basalwand stielloser Sporangien, bei gestielten der Wand des Stiels eingelagert. Bei letzteren befindet sich auch im Innern des Stiels und der Columella oft eine grosse Quantität genannten Körpers, der nicht selten mit unregelmässigen Klumpen abgeschiedener organischer Substanz den Hohlraum grösstentheils ausfüllt (z. B. Didymium leucopus Fr., Fig. 189, Diachea).

Der Innenraum des Sporangiums wird entweder, wie bei Licea, Cribraria, ausschliesslich von den zahlreichen Sporen angefüllt; oder, bei den meisten Gattungen, befinden sich zwischen den Sporen Röhren, Fasern verschiedener Form, das Haargeflecht, Capillitium. Das Haargeflecht von Physarum und seinen nächsten Verwandten (Fig. 190, 191) besteht aus ziemlich dünnwandigen Röhren, welche nach allen Seiten hin verzweigt, netzförmig verbunden und ohne alle Querwände sind. Zahlreiche Zweige gehen von der Peripherie des Röhrennetzes zur Wand und sind dieser, meist mit trichterförmig erweiterten Enden, fest angewachsen. An den Knoten des Netzes sind die Röhren blasig aufgetrieben und bilden die oben erwähnten, eventuell auch Pigment führenden Kalkblasen. Alle Calcareae haben ein in der beschriebenen Weise mittelst seiner Zweigenden der Wand allenthalben fest angewachsenes Capillitiumnetz. Bei Didymium (Fig. 189), welcher Gattung sich Spumaria, Diachea in dieser Hinsicht anschliessen, besteht dasselbe aus Fasern, die sehr schmal (Breite 1,3 μ bis 2 μ bei D. nigripes Fr., leucopus Fr., bis 2,4 μ bei D. farinaceum), cylindrisch oder wenig abgeplattet, solide oder mit einer einfachen axilen Längslinie als Andeutung eines Hohlraums, und an den breiteren Stellen meist schmutzig violettbraun gefärbt sind. Die Fasern sind meist ganz kalkfrei; selten (D. physaroides) schliessen sie einzelne eckige Kalkdrusen oder Krystalle ein. Sie laufen bei Didymium der Mehrzahl nach gerade oder wellig von unten nach oben, oder radial von der Stielinsertion zur oberen und seitlichen Wand, ihre Anastomosen sind meist spitzwinkelig. Did. serpula ist ausgezeichnet dadurch, dass den Capillitiumfasern zahlreiche runde Pigmentblasen anhaften, welche, den Sporen ähnlich, mit violettbrauner Membran versehen, aber vier- bis sechsmal grösser sind als diese (Durchmesser bis 50 μ.)

Das Capillitium der Trichieen und Arcyrien besteht aus röhrigen Fasern, welche nie Kalkablagerungen führen und der Sporangiumwand entweder gar nicht oder nur an einzelnen bestimmten Punkten angewachsen sind. Bei Arcyria (Fig. 192) ist es eine in unzählige netzförmig anastomosirende Zweige getheilte Röhre ohne jegliche Querwand. Die derbe, homogene Wand derselben hat die gleiche Farbe wie die Sporangiummembran und ist meistens auf ihrer Aussenfläche mit vorspringenden Verdickungen versehen, welche, je nach den Arten, die Gestalt von Stachelchen, Wärzchen oder querlaufenden ring- oder halbringförmigen Leisten haben. Bei Arc. punicea, cinerea ist das Capillitium befestigt mittelst blind endigender Zweige des Röhrennetzes, welche dem Grunde der Sporangiumwand angewachsen sind. Bei den meisten Arten (z. B. A. incarnata, nutans) steht es mit letzterer nirgends in Berührung, es ist lose befestigt durch einige in den Stiel hinabsteigende und zwischen die

unten zu beschreibenden Zellen, welche diesen ausfüllen, eingeklemmte Röhrenäste. So lange das Capillitium in dem Sporenbehälter eingeschlossen ist, sind seine sämmtlichen Aeste in vielen Krümmungen hin und her gebogen, die vier-, fünf und mehrseitigen Maschen eng und unregelmässig. Wenn das Sporangium sich nach der Reife öffnet, strecken sich bei den meisten Arten (A. cinerea ausgenommen), die Aeste mehr gerade, die Maschen werden hierdurch erweitert und der Umfang des Netzes um ein Vielfaches vergrössert (Fig. 192, *a*, *b*); ein auch nur annäherndes Zurückkehren zu der ursprünglichen Form findet nie mehr statt.

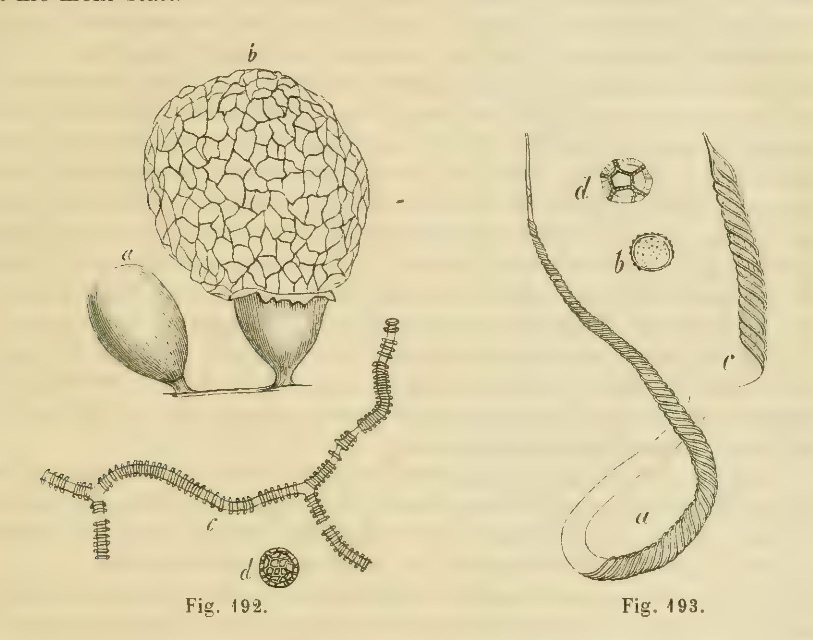


Fig. 192. Fig. 193.

Die vielbeschriebenen Capillitiumröhren von Trichia und Hemiarcyria sind bei letzterer Gattung (H. rubiformis, clavata etc.) zu einem Netze verbunden, das zugleich frei endigende Zweige zeigt. Bei Trichia (Fig. 193) sind sie ganz frei, einfach oder mit einzelnen kurzen Zweigen versehen, die Enden in der Regel spitz, bei manchen Arten (z. B. Tr. fallax) sehr fein ausgezogen. Die Länge der freien Röhren schwankt, bei durchschnittlicher Dicke von etwa 5 μ bis 7 μ) meist zwischen $^1/_3$ mm und 7 mm, längere und viel kürzere kommen hie und da vor. Der Querschnitt der Röhren ist meist kreisrund. Ihr Inhalt erscheint wasserhell, doch zeigt sich nach Einwirkung von Kali oft ein aus trüber, durch Iod gelb werdender Substanz bestehender axiler Strang, ein

Fig. 192. *a*, *b* Arcyria incarnata P. Umrisszeichnung nach 20facher Vergr. *a* reifes geschlossenes Sporangium, *b* geöffnetes, mit ausgedehntem Capillitiumnetz. — *c*. *d* Arc. serpula Wigd. (A. anomala dBy.), *c* Stück Capillitium, *d* Spore, 390fach vergr.

Fig. 193. *a* Hälfte einer Capillitiumröhre, *b* Spore (Oberflächenansicht) von Trichia fallax Fr.; *c* Ende einer Capillitiumröhre, *d* Spore von Tr. chrysosperma (DC. DBy.) Vergr. 390.

Ueberbleibsel des Inhalts der jungen Röhren. Die Membran ist derb, nicht deutlich geschichtet, je nach den Arten in verschiedenem Grade biegsam und in verschiedenen Nüancen von Gelb, Roth, Rothbraun gefärbt. Auf ihrer Aussenseite zeigt sie bei allen Arten leistenförmige Vorsprünge oder Verdickungen, welche schraubig um die Röhre verlaufen und öfters wie Falten der Membran erscheinen indem das Lumen der Röhre in ihrem Verlaufe erweitert, in den Interstitien eingeschnürt ist. Die Windungsrichtung ist — mit seltenen (mir nur bei Tr. varia vereinzelt vorgekommenen) Ausnahmen im Sinne des Uhrzeigers aufsteigend. Die Zahl der Leisten wechselt je nach den Arten zwischen 2 (z. B. Tr. varia) und 3—5 (z. B. Tr. fallax, chrysosperma). Schwankungen der Zahl an derselben Röhre kommen theils durch Gabelung der Leisten, theils dadurch zu Stande, dass einzelne das Ende der Röhre nicht erreichen. Bei manchen Arten (z. B. H. rubiformis) ist der Rücken der Leiste mit stachelförmigen Fortsätzen besetzt. Trichia chrysosperma hat zwischen den schraubigen Leisten zahlreiche feine, der Längsachse der Röhre parallele Leistchen, welche je zwei Schraubenleisten leiterartig verbinden (Fig. 193, *c*). In dem Sporangium liegen die Röhren des Capillitiums in grosser Zahl und in vielen Krümmungen durcheinander gewirrt. Beim Austrocknen (oder Wasserentziehung durch Alkohol) strecken sie sich mehr, jedoch nie völlig gerade, um bei erneuerter Befeuchtung wieder stärkere Krümmungen anzunehmen, und die gleichen Erscheinungen wiederholen sich bei jedem Wechsel der Befeuchtung. Sowohl diese hygroskopische Beweglichkeit als die schraubigen Leisten erinnern an die Elateren der Lebermoosfrüchte. Die Trichiaröhren sind daher auch Elateren genannt worden.

Manche, zum Theil vorhin genannten Trichia- und Arcyria-Arten zeigen die Höhlung des Stiels ausgefüllt von Blasen oder Zellen, welche den Sporen ähnlich, nur grösser und keimungsunfähig sind. Sie dürften wohl den Kalkblasen der Calcareae analoge Behälter von Aussonderungsproducten sein.

Die Sporangien von Stemonitis, Comatricha, Enerthenema und Verw. sind auch im reifen Zustande durch einige Eigenthümlichkeiten von den übrigen ausgezeichnet. Sie werden von dem schon oben erwähnten haar- bis borstendicken, nach oben allmählich verschmälerten Stiele getragen, welcher in die Basis des Sporangiums eintritt und, als Mittelsäule (Columella), durch die Längsachse desselben verläuft; entweder bis in den Scheitel, wo er sich bei Enerthenema zu einer häutigen, in die Wand übergehenden Scheibe ausbreitet: oder unterhalb des Scheitels aufhörend, sich gleichsam in Capillitiumfasern spaltend. Stiel und Columella sind röhrig hohl, die Höhlung enthält Luft und Klumpen organischer Substanz. Die Wand ist dick, längsrunzelig und dunkel schwarzbraun, letzteres entweder in ihrer ganzen Dicke oder mit Ausnahme einer farblosen Aussenschicht. Die Basis des Stiels breitet sich in eine unregelmässig häutige, dem Substrat aufsitzende Scheibe aus (vgl. S. 465, Fig. 186). Von der ganzen Aussenseite der Columella, oder, bei Enerthenema, nur von ihrer scheibenförmigen Endausbreitung entspringen mit breiter Basis die Hauptäste des schwarzbraunen Capillitiums. Diese sind nach allen Richtungen wiederholt verzweigt, die Zweige zu einem überaus reichmaschigen Netze verbunden. Nur von den peripherischen Maschen des letzteren gehen zahl-

reiche feine Aeste ab, welche sich mit freien Enden der Sporangiumwand ansetzen. Der Bau der stärkeren Capillitiumzweige gleicht dem der Columella, ihr Lumen steht aber mit dem dieser nicht in Communication; die feineren sind denen von Didymium und Diachea ähnlich. Die Sporangiumwand ist eine einfache, meist sehr zarte Membran und, gleich allen übrigen Theilen, frei von Kalkablagerungen.

Die beschriebenen Capillitien, so mannichfaltig und anscheinend verschiedenartig sie auch sein mögen, sind nach den vorliegenden Daten wohl insgesammt als eigenartige, von dem Protoplasma ab- oder ausgeschiedene Membran- oder Wandbildungen zu betrachten. Ihrer, allerdings sehr wenig genau bekannten, unten noch kurz zu berührenden stofflichen Beschaffenheit nach sind sie von den jeweils zugehörigen derberen Theilen der Sporangium-Aussenwand nicht wesentlich verschieden. Bei den Calcareen (Physarum, Didymium etc.) geht ihre Substanz oder ihre Wandung in letztere continuirlich über, sie erscheinen einfach als Fortsätze dieser, nahe vergleichbar den ästigen Cellulosebalken, welche von der Aussenwand einer Caulerpa-Zelle entspringen und im Innern dieser ausgespannt sind. Dass sie dabei ganz oder theilweise hohl sind und in die Höhlung, zumal der beschriebenen Kalkblasen, Ausscheidungsproducte aufnehmen, spricht nur zu Gunsten dieser Auffassung. Die Wandfortsätze dienen hiernach theils als Stützen, theils auch zur Abkapselung jener Ausscheidungen. Was man von ihrer Entwickelung kennt (vgl. S. 464), steht mit jener Anschauung ebenfalls im Einklang. Eine wichtige Unterstützung erhält dieselbe dadurch, dass Strasburger jüngst gezeigt hat, wie auch für Trichia wesentlich das Gleiche wie für die Physareen gilt, obgleich die Capillitiumröhren hier frei und blind endigend in dem Sporenplasma resp. zwischen den Sporen liegen und manchen Pflanzenzellen so ähnlich sind, dass man sie lange für Zellen halten durfte. Nach genanntem Autor bilden sich die Capillitiumröhren von Tr. fallax um entsprechend gestaltete, von Flüssigkeit (?) erfüllte kernfreie Lücken in dem Protoplasma durch von diesem ausgehende Membranabscheidung. Dass sie hiermit auch zur Abkapselung etwaiger Ausscheidungsproducte dienen ist keineswegs ausgeschlossen. Was für Trichia gilt, kann sicher auch für Arcyria und verwandte Formen angenommen werden. Die Besonderheiten der Stemoniteen bedürfen hiernach keiner weitern Erörterung.

2. Der Bau der reifen Aethalien ist für die häufigste Form, Fuligo varians (Aethalium septicum Auct.), durch die auf S. 464 beschriebene Entwickelungsgeschichte genügend erklärt. Den kuchen- oder polsterförmigen Körper bedeckt eine einige Millimeter dicke, spröde Rinde, welche anfangs goldgelb, später blass oder zimmetfarbig ist und sich rings um den Rand in eine dem Substrat aufliegende häutige Ausbreitung fortsetzt. Sie besteht aus den collabirten, nur Kalk und Pigment zurückbehaltenden Theilen des Plasmodiumgeflechts. Die Rinde umgiebt eine schwarzgraue, fein gelb gesprenkelte, leicht zu Pulver zerfallende Masse, die aus einem engen Netz von Röhren besteht, welche bis fast 1 mm dick sind und genau die Structur, auch das Capillitium der Physarumsporangien besitzen.

Aehnlich wie Fuligo an Physarum schliessen sich andere Aethalien an

Didymium, Diachea, Licea u. s. w. ihrem Bau nach an; manche bedürfen jedoch noch genauerer Untersuchung, z. B. Reticularia umbrina.

Einen durchaus eigenthümlichen Bau haben die erbsen- bis nussgrossen, runden und stiellosen Aethalien von Lycogala epidendron Fr. Sie gleichen kleinen Lycoperdaceen-Fruchtkörpern. Ihre Oberfläche wird von einer papierartigen Haut, Rinde (»Peridie«), umgeben, welche aussen unregelmässig-warzig ist, und von deren Innenseite zahlreiche verworrene Fasern (Capillitium) in den sporenerfüllten Raum des Körpers ragen. Die Rinde besteht aus zwei leicht trennbaren, durch eine Lage feinkörnigen Schleims von einander geschiedenen Schichten. Die innere ist eine von der Fläche gesehen völlig homogene oder fein punktirte, im Durchschnitt betrachtet deutlich geschichtete, etwa 8 μ dicke, hellbraune Membran. Die äussere, weit dickere Schicht besteht dagegen der Hauptmasse nach aus einem unregelmässig-mehrschichtigen Geflecht cylindrischer, röhrig hohler, ästiger Fasern, deren Dicke meist 20 μ bis 33 μ beträgt. Die Wände dieser sind (bis 10 μ) dick, geschichtet, die äusseren Schichten homogen-gallertartig, die innerste fester und mit spaltenförmigen Tüpfeln oder netzförmiger Verdickung versehen. Zahlreiche Zweige dieser Rindenfasern biegen gegen die innere Rindenhaut und treten, diese durchbohrend, als Capillitiumfasern in den Innenraum. Sie sind hier nur von der innersten getüpfelten oder netzförmig, manchmal auch ringförmig verdickten Membranschicht bekleidet, die äusseren Schichten hören in der Innenrinde auf. Die erwähnten Membranverdickungen ragen nach aussen vor, als verschieden hohe und breite, oft sehr flache, runzelartige Leisten. Die Capillitiumfasern sind oft bandförmig zusammengedrückt, reich verästelt und vielfach netzartig verbunden. Die auf der Oberfläche der Rinde befindlichen Warzen endlich sind derbwandige, ringsum geschlossene, mit dicht körnigem Inhalt erfüllte Blasen. Letztere sind unzweifelhaft mit ausgeschiedenen Körpern erfüllte Reste von Plasmodien, aus deren dichtem gleichmässigem Geflechte der ganze Körper in der Jugend besteht. Die Fasern der Aussenrinde scheinen die verdickten und nachher entleerten Membranen anderer peripherischer Plasmodienstränge zu sein; die Entwickelung der inneren Theile ist nicht näher bekannt. —

In sämmtlichen Sporenbehältern der Myxomyceten wird der vom Capillitium frei gelassene Raum durch die Sporen vollständig ausgefüllt. Alle Theile sind bis zur Reife von Wasser durchfeuchtet, mit der Reife verdunstet letzteres, die Wand des Sporenbehälters trocknet aus, um sich zum Behufe der Sporenausstreuung in verschiedener Weise zu öffnen. Die Dehiscenz geschieht meistens sehr unregelmässig; die Wand wird mit dem Austrocknen spröde und zerbricht bei der leisesten Berührung oder ganz spontan in Stückchen. So bei fast allen Physareen, auch Fuligo, Spumaria, Stemonitis u. s. f. Bei den Cribrarien zerfallen die nicht verdickten Stellen der Membran, die verdickten Leisten bleiben als zierliches Gitterwerk stehen. Die Rinde von Lycogala, Reticularia reisst auf dem Scheitel unregelmässig (ob spontan?) ein. Bei Chondrioderma floriforme spaltet die äussere Schicht der Sporangienwand vom Scheitel aus in sternförmig divergirende Lappen. Bei Trichia, Hemiarcyria und Arcyria wird die Dehiscenz und die Sporenausleerung jedenfalls durch die beim Austrocknen stattfindende Streckung des Capillitiums gefördert, bei

ersterer Gattung überdies noch durch die hygroskopischen Bewegungen. Die Wand reisst hierbei entweder spontan ringförmig durch, im untersten (Arc. punicea, cinerea) oder oberen (Hem. rubiformis) Theile des Sporangiums, oder sie öffnet sich in unregelmässigen Rissen (Fig. 192 *a*, *b*), sei es spontan, sei es nach leiser Verletzung. Für weitere Einzelheiten sind die Monographien zu vergleichen.

Die reifen Sporen sind je nach den Arten verschieden gross, ihr Durchmesser schwankt etwa zwischen 5 μ (Lycogala epidendron) und 15 μ (Trichia chrysosperma). Bei vielen Arten kommen zwischen den typischen oft einzelne abnorm grosse vor. Von Wasser durchdrungen haben sie immer rundliche Form, beim Eintrocknen sinken sie oft zu concaver oder kahnförmiger Gestalt ein, vielen Pilzsporen gleich (vgl. Seite 114). Sie sind mit einer derben, ungeschichteten, selten (Trich. fallax, Didymium spec.) zweischichtigen Membran, Episporium versehen, welche bei vielen Arten eine dünnere Stelle zeigt, die beim Keimen durchbrochen wird, also ein breiter Keimporus genannt werden kann. Die Membran hat, je nach Species und Genera glatte, oder mit bestimmt gestalteten Vorsprüngen versehene Aussenfläche (Fig. 192, 193, S. 471) und bei den meisten Formen intensive Färbung: violett bis violettbraun z. B. bei allen Calcareen und Stemoniteen, gelb bis roth bei Trichiaceen u. s. w. Der von dem Epispor umschlossene Protoplasmakörper wurde oben beschrieben.

Was die stoffliche Beschaffenheit der Membran von Sporangien, Capillitium und Sporen betrifft, so verhalten sich dieselben gegen Reagentien den cuticularisirten pflanzlichen Zellhäuten und den Pilzsporenmembranen im Allgemeinen ähnlich. Analysen sind nicht vorhanden. Die blaue oder violette Iodfärbung der Cellulose tritt bei den meisten Membranen niemals ein. Ausnahmen hiervon fanden Wigand und ich bei Trichia furcata Wig., pyriformis und varia, wo die innersten Schichten junger Sporangienwände durch Iod und Schwefelsäure schmutzig blau werden; ferner bei den Membranen der Sporen und der den Stiel ausfüllenden Zellen von Arcyria cinerea, punicea, nutans, sowie den Sporen von Lycogala epidendron, deren Membranen sämmtlich durch Iod und Schwefelsäure schön blaue Farbe annehmen. Weitere Einzelheiten vergleiche man in den unten zu nennenden Specialarbeiten.

In Vorstehendem ist die Nomenclatur, welche Rostafinski in seiner Monographie eingeführt hat, an Stelle der ältern gesetzt, oder wenigstens nur unzweideutige Synonyme der Rostafinski'schen Namen beibehalten werden. Von oft vorkommenden Namen sind:

Calcareae = Physareen meiner früheren Arbeiten.
Fuligo varians = Aethalium septicum der frühern Autoren.
Perichaena liceoides = Licea pannorum Cienk.
Chondrioderma difforme = Didymium Libertianum Fres., Cienkowski's »Physarum album«.
Licea flexuosa = Licea serpula Fr. u. s. w.

Weitere Einzelheiten sowohl bezüglich der Benennung als der Beschreibung des Baues der Sporenbehälter sind in Rostafinski's Arbeiten (vgl. auch Just's Jahresber. f. 1873) nachzusehen.

Acrasieen.

§ 123. Die Acrasieen, Bewohner von Thierexcrementen und faulenden Pflanzentheilen, beginnen ihre Entwickelung wie die Myxomyceten mit

dem Ausschlüpfen eines Schwärmers aus der Spore. Jener verbleibt immer in der amöboid kriechenden Form, die cilientragende hüpfende fehlt. Nach ausgiebiger Vermehrung durch successive Zweitheilungen tritt wiederum Vereinigung der Schwärmer, bei starker Entwickelung oft vieler Hunderte, zum Behuf der Sporenbildung ein. Dieselbe besteht aber nicht in Verschmelzung zu Plasmodien. Vielmehr häufen sich die Schwärmer, ohne zu verschmelzen, aneinander verschiebbar und künstlich trennbar bleibend, aber dicht gedrängt, zu bestimmt geformten Körpern an, welche sich senkrecht über die Oberfläche des Substrats erheben und in welchen dann alle oder die meisten Schwärmer den Bau einer, meist zarthäutigen, durchschnittlich etwa 5—10 μ grossen Myxomycetenspore annehmen. Diese Sporenhaufen gleichen kleinen Myxomycetensporangien, sie entbehren jedoch der distincten Wand; die Sporen werden nur von geringer structurloser Hüllsubstanz zusammengehalten und umgeben.

Bei den vorzugsweise von Cienkowski und Fayod untersuchten Guttulinen beschränkt sich (abgesehen von den nachher noch zu erörternden eventuellen Ruhezuständen) die Entwickelung auf die beschriebenen Erscheinungen. Die reifen Sporenhaufen bestehen nur aus Sporen. Sie sitzen dem Substrat auf als runde oder längsgestreckte bis stecknadelkopfgrosse Körper vom Ansehen weisser, oder röthlicher oder gelber Tröpfchen.

Bei den anderen hierher gehörenden Genera: Dictyostelium und Acrasis tritt eine Arbeitstheilung zwischen den gehäuften Schwärmern ein. Wenn der von ihnen gebildete Körper beginnt sich über das Substrat zu erheben, bilden die in seiner Mittellinie befindlichen, auf Kosten ihres Protoplasmakörpers feste Membranen und wandeln sich nach und nach um in Cellulosekammern, welche von wasserhellem Inhalt erfüllt sind. Diese bleiben in lückenloser Verbindung miteinander; sie bilden in einfacher, oder bei stärkern Dictyostelien in mehreren Reihen lückenlos auf- und aneinander gebaut, einen dem Substrat aufsitzenden, die Mitte des Körpers, etwa wie beim Sporangium von Stemonitis (Fig. 186 *a*) durchziehenden Stiel, welcher eine Zeit lang durch Hinzutreten neuer Elemente akropetal wächst. Mit diesem Wachsthum Schritt haltend streckt sich unter entsprechender Verschmälerung das den Stiel umgebende Schwärmeraggregat, um sich schliesslich, wenn das Stielwachsthum seinem Ende naht, vom Substrat loszulösen, an jenem, ihn entblössend emporzuwandern, und dann auf seinem Scheitel in Sporenbildung überzugehen. Auch dieser Vorgang wird durch die auf Stemonitis bezügliche Figur 186 theilweise veranschaulicht. Bei Dictyostelium sind die vom Stiele getragenen Sporenaggregate selbst jenen von Guttulinen in der Hauptsache gleich. Bei Acrasis ordnen sich, nach van Tieghem, die Sporen in rosenkranzförmige Reihen übereinander. Bezüglich weiterer Einzelheiten kann hier auf van Tieghem und Brefeld's Arbeiten verwiesen werden.

Bei Guttulina protea fand Fayod, dass, in Flüssigkeit cultivirt, auch isolirt bleibende Schwärmer die Metamorphose zu Sporen von der regulär innerhalb der Aggregate auftretenden Form und Structur eingehen können. Bei ungünstigen Entwickelungsbedingungen treten dieselben Schwärmer unter complicirter Abscheidung einer derben Membran in einen der Encystirung der Myxomycetenschwärmer (S. 460) entsprechenden und hiernach zu benennenden

transitorischen Ruhezustand. Van Tieghem beobachtete bei Acrasis und Dictyostelium unter ungünstigen Entwickelungsbedingungen eine andere Form der Encystirung, welche darin besteht, dass ein Schwärmer successive eine Anzahl Fortsätze oder Arme treibt, die sich lostrennen, abrunden und mit einer Membran umgeben.

In Brefeld's erster Arbeit über Dictyostelium ist die Entwickelung insofern unrichtig dargestellt, als die dichten Schwärmeraggregate welche sich zu den gestielten Sporenhaufen ausbilden für Plasmodien, d. h. Verschmelzungsproducte von Schwärmern gehalten und hiernach die übrigen Erscheinungen beurtheilt wurden. Van Tieghem hat diesen Fehler 1880 ebenso klar und vollständig wie vorsichtig berichtigt und Brefeld jüngst (1884) diese Berichtigung weitläufig bestätigt.

Verwandtschaftsbeziehungen.

§ 124. Bei der Aufsuchung der Verwandtschaften und Homologien der beschriebenen Mycetozoen sind die durch Verschmelzung von Schwärmern Plasmodien bildenden Myxomyceten von den nicht plasmodienbildenden Acrasieen zu unterscheiden. Beide Gruppen sind augenscheinlich mit einander nahe verwandt, der einzige wesentliche Unterschied zwischen ihnen besteht in der Verschmelzung der Schwärmer einerseits und ihrer nur festen Aggregation andererseits. Man kann sich ohne alle Schwierigkeit vorstellen, wie die eine Entwickelungsform aus der anderen sich unmittelbar hervorgebildet hat; sei es die Myxomycetenform aus der augenscheinlich einfachern Acrasieenform, sei es das Umgekehrte.

Von den im 1. Theil dieses Buches behandelten Pilzen hebt sich die Mycetozoengruppe in allen ihren Eigenschaften, soweit solche nicht den Organismen überhaupt zukommen, scharf ab, wie nach den gegebenen Darstellungen nicht nochmals auseinandergesetzt zu werden braucht; und für ihre etwaigen Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen bekannten Pflanzen gilt dieses in noch höherem Maasse. Es würde auch dann gelten, wenn die so auffallenden amöboid beweglichen Zustände nicht vorhanden wären, denn solche kommen ja auch anderen Pflanzenzellen welche der festen Membran entbehren zu. Das Characteristische und Trennende liegt in der Plasmodienbildung resp. Schwärmeraggregation.

Ferner ist einleuchtend, dass die Mycetozoen nach den gegenwärtigen Kenntnissen jedenfalls das obere, das Endglied oder die beiden Endglieder einer irgendwo anfangenden Formen- oder Entwickelungsreihe darstellen. Ihre höchstgegliederten Angehörigen, wie die Calcareen, Trichien, Lycogala u. s. f. lassen keine näheren verwandschaftlichen Beziehungen erkennen zu einer anderen noch höher gegliederten Gruppe. Sie zeigen, anders ausgedrückt, keinen Anschluss nach oben, ebensowenig wie z. B. die Gastromyceten, denen sie von den Alten zugerechnet wurden. Bei der Frage nach ihren Verwandtschaften kann es sich daher nur um Aufsuchung eines eventuellen Anschlusses nach unten, an einfachere Ausgangsformen handeln.

Sieht man sich nun unter bekannten Erscheinungen nach einem solchen um, so fehlt allerdings noch die Möglichkeit strenge Homologien zu begründen,

man bleibt auf die Aufsuchung von Aehnlichkeiten in Form, Bau und Lebensweise beschränkt. Diese aber führt, bei unbefangener Vergleichung nach sehr kurzem Schritte zu den nackten »Amöben« der Zoologen, und speciell im Sinne Bütschli's[1]) als Ausgangsformen; — Organismen, welche Körper von den Eigenschaften amöboid bewegter Myxomycetenschwärmer darstellen, sich, soviel bekannt, nur durch successive Zweitheilung vermehren ohne Plasmodien zu bilden; und welche, einzeln, ohne Aggregation oder Verschmelzung in Ruhezustände eintreten können, die ihren Eigenschaften nach von Mycetozoensporen nicht wesentlich verschieden sind. Guttulina stellt im Wesentlichen eine solche nackte Amöbe dar, sie zeichnet sich von anderen bekannten nur aus durch die Aggregation von Sporen. In dem oben erwähnten Falle der Bildung solitärer Sporen ist G. protea von den »Amöben« gar nicht mehr verschieden. Sie kann ebensogut zu den nackten Amöben als zu den Acrasieen gestellt werden, vermittelt also den Anschluss an jene aufs vollständigste. An Guttulina schliessen sich dann einerseits die höher gegliederten Acrasieen ohne Weiteres an. Andererseits führt zu dem plasmodiumbildenden Myxomycetentypus der weitere kurze Schritt, dass an Stelle der Aggregation die Verschmelzung der Schwärmer zum Plasmodium und die Wiedertheilung dieses in Sporen tritt. Formen wie Guttulina mögen sich nach zwei divergenten Richtungen phylogenetisch weiter entwickelt haben, zu den höher gegliederten Acrasieen einerseits und zu plasmodienbildenden Formen andererseits. Von letzteren ist die unten noch zu besprechende Plasmodiophora vielleicht ein einfachster Repräsentant, doch bleibt dies aus anzuführenden Gründen unsicher. In der Myxomycetengruppe erlangt der Typus dann eine reiche Gliederung.

Von denselben nackten Amöben, an welche sich die Mycetozoen in aufsteigender Linie anschliessen, leiten die Zoologen mit Grund die in sich reich und hoch entwickelte Abtheilung der schalenbildenden »Rhizopoden« im Sinne Fr. E. Schulze's und Bütschli's ab, deren ontogenetischer Entwickelungsgang allerdings noch immer unvollkommen bekannt ist. Und da diese Abtheilung wiederum mit Grund ausserhalb des Pflanzenreiches, in das Gebiet der Zoologie gestellt wird, da diese Stellung auch ohne allen Widerspruch für jene ihre einfachsten Stammformen gelten kann, so kommt auch die von den gleichen Stammformen direct abzuleitende Mycetozoengruppe zum mindesten dicht neben das Gebiet der Zoologie zu stehen. Mit unzweifelhaften Pflanzen, seien es Pilze seien es Nichtpilze, zeigen die Mycetozoen wie schon gesagt, nur geringe Uebereinstimmung, sowohl was ihren Gesammtentwicklungsgang, als was die Eigenschaften seiner einzelnen Abschnitte betrifft; die Uebereinstimmung beschränkt sich, mit etwaiger Ausnahme der hie und da auftretenden Cellulose, auf solche Erscheinungen, welche allen Organismen insgesammt eigen sind. Sie ist gerade für die pilzähnlichsten Formen, wie Lycogala, Fuligo, eine möglichst geringe, auf rein äusserliche Erscheinungen beschränkte etwa wie jene zwischen Vögeln und beflügelten Insekten Aus allen diesen, zu verschiedenen Zeiten nach dem Stande der Kenntnisse verschieden klar entwickelten Gründen habe ich seit 1858 die Myxomyceten als Mycetozoen

1) Bronn's Thierreich, vgl. unten S. 489.

ausserhalb des Pflanzenreichs gestellt und halte diese Stellung auch heute noch für die bestbegründete.

Man kann nun allerdings weiter fragen ob nicht doch zwischen dieser Mycetozoengruppe an ihrer untern Grenze und Angehörigen des Pflanzenreiches irgendwo nähere Verwandtschaftsbeziehungen hervortreten. Sucht man solche auf, so können, auf Grund bekannter Thatsachen höchstens die mycelfreien Chytridieen in Betracht kommen, also Synchytrium, Olpidiopsis, Rozella, Woronina. Vgl. § 50—52. Diese Formen sind denn auch schon in mehr oder minder bestimmtem Ausdruck als den Mycetozoen näher verwandt bezeichnet worden. Sie haben mit Myxomyceten gemein erstens die Eigenthümlichkeit, dass der ganze vegetative Körper sich schliesslich zu einem vielsporigen Sporangium umwandelt; und zweitens die mehr oder minder lang dauernde amöboide Beweglichkeit ihrer Sporen- und vegetativen Jugendzustände: Das sind aber Erscheinungen, welche sie mit sehr vielen anderen Thallophyten auch gemein haben, in deren näheren Verwandtschaftskreis sie niemals jemand hineinzuziehen gedacht hat noch denken wird, z. B. Botrydium, oder Porphyra; Erscheinungen deren Heranziehung augenscheinlich nur aus dem subjectiven Wunsche entsprungen ist, eine unbestritten pflanzliche Formengruppe zu finden, welcher die Myxomyceten etwa angeschlossen werden könnten. Von den charakteristischen Entwickelungserscheinungen der Mycetozoen zeigen besagte Chytridieen weder die Aggregation der Acrasieen noch die aus der Schwärmerverschmelzung entstehenden Plasmodien. Wenn letzterer Name bei ihnen zur Bezeichnung solcher Körper angewendet wurde, welche aus dem Wachsthum einer Spore hervorgehen, so beruhte das entweder (Cornu) auf einer irrthümlichen Voraussetzung oder es ist ein Missbrauch des Namens, denn die Jugendzustände von Chytridium sind zwar oft amöboid beweglich wie Plasmodien, es fehlt ihnen aber, ebenso wie der amöboid beweglichen Porphyra-Spore, der in der Entstehung liegende Charakter des Plasmodiums.

Für die Annahme einer directen Verwandschaftsbeziehung zu den genannten Chytridieen liegt hiernach ein sachlicher Grund überhaupt nicht vor; gleichviel ob diese Chytridieen mit den andern, mycelbildenden eine natürliche Gruppe bilden oder nicht, was derzeit, wie im 5. Capitel auseinandergesetzt wurde, in suspenso gelassen werden muss.

Eine ganz andere Frage ist die, ob für die Mycetozoen mit jenen Chytridieen vielleicht ein gemeinsamer Ursprung und durch diesen eine entferntere, indirecte Verwandschaft beider anzunehmen ist. Wie auch Bütschli hervorhebt, führt die Vergleichung der bekannten Erscheinungen zu der wahrscheinlichen Annahme, dass die Ausgangsformen für die nackten Amöben der Zoologen in jener Gruppe einfachster Organismen zu suchen sind, welche als Flagellaten zusammengefasst wird; und für die Mycetozoen führt die Betrachtung der Schwärmer zu der gleichen Annahme, denn diese haben in dem cilientragenden Stadium alle Eigenschaften einfacherer Flagellaten. Zu Flagellaten zeigen aber auch nicht nur jene mycelfreien sondern wohl alle Chytridieen Verwandtschaftsbeziehungen, derart, dass sie sich nöthigenfalls von ihnen phylogenetisch ableiten lassen. Dasselbe gilt aber auch von der ganzen Gruppe

einfacher Algen, an welche wir in den Abschnitten des 5. Capitels die Pilze anzuschliessen versuchten. Die Volvocinen sind, wenn man will, ebensogut Flagellaten wie Chlorophyceen und an der nahen Verwandschaft zwischen ihnen und den Reihen der übrigen, unbestrittenen Chlorophyceen wird Niemand zweifeln.

Wenn wir daher die Mycetozoen von den Pilzen scharf abtrennen und selbst die Grenzlinie der beiden organischen Reiche zwischen ihnen durchgehen lassen möchten, so ist damit nichts weniger als bestritten, dass Angehörige beider Abtheilungen jener Flagellatengruppe nach welcher beide Reiche allen Indicien nach convergiren, und hierdurch auch einander recht nahe stehen können.

Das Vorstehende sucht, so gut für die Mycetozoen wie weiter oben für die Pilze, auf Grund der zur Zeit zu Gebote stehenden Thatsachen, die Verwandtschaftsbeziehungen festzustellen — sagen wir ungenirt zurecht zu legen. Ein solcher Versuch muss zu gegebener Zeit mit dem gegebenen Material eben gemacht werden. Aendern sich die thatsächlichen Grundlagen mit dem Fortschreiten der Untersuchungen, so tritt ein anderer an seine Stelle.

Die Ansichten über die Stellung der Mycetozoen im System haben auch im Laufe der Zeiten schon sehr gewechselt. Jene schon andeutungsweise erwähnten älteren, welche die Myxomyceten, nach groben Aehnlichkeiten der reifen Sporangien zu den Gastromyceten zählten, haben jetzt nur noch rein historisches Interesse. Näheres darüber ist in meiner Monographie von 1864 zu finden.

Die Ansichten, welche Famintzin und Woronin in ihrer schönen Arbeit über Ceratium hinsichtlich der Vertheilung der Mycetozoen im System aussprechen, sind derzeit wohl nicht discussionsbedürftig. Eine Anknüpfung an die Chytridieen versuchte Cornu 1872[1]) vorzugsweise auf Grund der im Vorstehenden schon kritisirten irrthümlichen Annahme von Plasmodien bei den mycelfreien Chytridieen. Die in Brefeld's Dictyostelium-Arbeit (p. 20) vertretene Ansicht, dass dieser Organismus die Myxomycetengruppe an die Pilze durch Vermittelung der Mucorinen anschliessen könne, ist, nach Vergleichung des beiderseitigen Entwickelungsganges hinfällig. Desselben Autors neuere[2]) Aeusserung über die Stellung der Myxomyceten geht einestheils von der Zugehörigkeit dieser zu den Pilzen als etwas Feststehenden aus und erhebt sich andrerseits bezüglich der Verwandtschaftsbeziehungen der Pilze von dem Boden bestimmter Thatsachen in speculative Regionen, so dass sie in einer an die Thatsachen anknüpfenden Discussion nicht berücksichtigt werden kann. Die jüngst von J. Klein in seiner Vampyrella-Arbeit vorgetragenen Ansichten gehören wesentlich in die Kategorie jener, welche Myxomyceten und Chytridieen von gemeinsamem ausserhalb unserer Pilzreihe liegenden Stamm ableiten. Sie erblickt, schwerlich aus objectivem Grunde, in den entweder dem Rhizopoden- (resp. Heliozoen-) oder dem Myxomycetentypus schon angehörigen Vampyrellen den gemeinsamen Stamm für Myxomyceten, Chytridieen und Rhizopoden; sie hätte etwas weiter hinab zu den Flagellaten greifen sollen, wie oben angedeutet worden ist.

Zweifelhafte Mycetozoen.

§ 125. Von den Mycetozoen lasse ich hier ausgeschlossen einige, zum Theil in Vorstehendem gelegentlich erwähnte Formen oder Gruppen, welche zwar in

1) Ann. sc. nat. 5. Sér. Tom. V, p. 118 ff.

2) Schimmelpilze IV.

dem was man von ihnen kennt vielfach an jene erinnern, aber doch entweder unsicher bekannt, oder aber von typischen Myxomyceten und Acrasieen in bestimmten Erscheinungen soweit verschieden sind, dass ihre systematische Stellung vorläufig besser in suspenso bleibt. Eine kurze Aufzählung und Beschreibung dieser Organismen wird jedoch hier immerhin am Platze sein.

Bursulla crystallina Sorokin ist nach des Autors Beschreibung ein sehr kleiner (auf Pferdemist wachsender) Myxomycet, mit eiförmig-gestieltem, etwa 0,03 mm hohem Sporangium, in welchem sich durch simultane Theilung acht Sporen bilden. Diese verlassen, ohne vorher feste Membranen zu erhalten, als amöboid bewegliche cilienlose Schwärmer die am Scheitel verquellende Sporangiumwand und verschmelzen nachher in unbestimmter Zahl zu Plasmodien, welch letztere sich dann je nach ihrer Grösse wieder zu einem oder zu einer Gruppe von mehreren Sporangien formen. Bei gewöhnlicher Vegetationstemperatur sah Sorokin keinen Kern in den Schwärmern. Dagegen war solcher sichtbar wenn die Sporangien sehr niederer Temperatur (bis —27°) ausgesetzt worden waren. Die Entwickelung war im übrigen die gleiche; es dürften daher im ersterwähnten Falle die Kerne der Schwärmer nur übersehen worden sein. Mit Vorsicht ist darum die weitere Angabe aufzunehmen, dass wenn ein kernführender Schwärmer mit einem angeblich kernlosen zusammentrifft, beide zu einer Zelle verschmelzen, welche eine Membran bildet und, als eine Art Oospore, in Ruhezustand übergeht; nach Ueberwinterung bräche dann der Protoplasmakörper dieser aus der Membran hervor und gestalte sich zu einem gewöhnlichen Sporangium um. Thatsächlich dürfte es sich hier nur um Encystirung kleiner Plasmodien gehandelt haben. — Abgesehen von den zu prüfenden Absonderlichkeiten dürfte wohl hier ein wirklicher sehr kleiner Myxomycet vorliegen.

Haeckel's pelagische Protomyxa aurantiaca zeigt einen den Myxomyceten durchaus ähnlichen Entwickelungsgang. »Protoplasmakörper ein Plasmodium von orangerother Farbe, welches (immer?) durch Verschmelzung mehrerer Schwärmsporen entsteht, von 0,5—1 mm Durchmesser; mit sehr zahlreichen und sehr dicken, baumförmig verästelten Pseudopodien, welche durch viele Anastomosen ein Netz bilden. Ruhezustand eine kugelige Lepocytode von 0,15 mm Durchmesser, mit dicker structurloser Hülle (Cyste). Schwärmsporen birnförmig, am spitzen Ende kegelförmig, in eine sehr starke Geissel auslaufend, sich nach Art der Myxomycetenschwärmer bewegend. Die zur Ruhe gekommenen Sporen kriechen nach Amöbenart einher«. So lautet Haeckel's Diagnose. Die Hauptunterschiede von Myxomyceten bestehen in dem Mangel fester Sporenmembranen und darin, dass Zellkern und Theilung der Schwärmer nicht beobachtet sind. — Das durch kieselhaltige Sporenmembranen ausgezeichnete, ebenfalls marine Myxastrum radians Haeckel scheint sich nahe an Protomyxa anzuschliessen.

Cienkowski's Vampyrellen leben als amöboid bewegliche Körper von Algen und Diatomeen; und zwar saugen die einen, z. B. V. Spirogyrae, V. pendula aus den lebenden Zellen von Spirogyren, resp. Oedogonien, deren Wand sie durchbohren, Protoplasma und Chlorophyllkörper auf, V. vorax nimmt die ganzen Zellen von Diatomeen, Desmidieen u. dergl. in ihre Körpersubstanz auf

indem sie dieselben mit Pseudopodien umfliesst. In beiden Fällen folgt auf die Aufnahme einer bestimmten Quantität Nahrung Ruhezustand, Glättung der Körperoberfläche, Abscheidung einer zarten festen Membran. In diesem Zustande werden die aufgenommenen Körper verdaut, d. h. aufgelöst bis auf relativ unbedeutende, gebräunte Reste ihrer protoplasmatischen Theile und (bei V. vorax) der Membranen. Dann erfolgt Abscheidung der unverdauten Substanz aus dem lebenden Protoplasma, Theilung dieses in meist 2—4 Schwärmer und Austritt derselben aus der Membran, und zwar gehen diese Processe gleichzeitig von statten, die Theilung erfolgt während des an 2—4 von einander entfernten Orten geschehenden Austretens. Sofort verschmelzen dann, nach J. Klein, wiederum 2—4, selten mehr Schwärmer zu einem Plasmodium, welches den beschriebenen Process der Nahrungsaufnahme und nachherigen Schwärmerbildung wiederholt. — Ausser diesem Entwickelungsverlauf können Dauercysten gebildet werden, indem der zur Ruhe gekommene Körper, innerhalb der Membran, die unverdauten Nahrungsreste abscheidet und sich dann ohne Schwärmerbildung, neben diesen mit einer neuen Membran umgiebt. Das fernere Schicksal dieser Cysten ist noch unbekannt. — Innerhalb des beschriebenen periodischen Entwickelungsverlaufs können ferner vorübergehende Ruhezustände, ähnlich den kleinen Cysten der Myxomyceten vorkommen, und auch die Verschmelzung unterbleiben, die beschriebenen Zustände von Einzelschwärmern statt von Plasmodien durchlaufen werden.

In Entwickelungsgang und Lebensweise sind Cienkowski's Nuclearien den Vampyrellen anscheinend durchaus ähnlich. Sie unterscheiden sich von diesen durch den Besitz von Kernen, welche den Vampyrellen, nach den vorliegenden Angaben, fehlen. Verschmelzung zu Plasmodien ist bei ihnen auch nicht beobachtet, nach den vorhandenen Daten jedoch nicht ausgeschlossen.

Cienkowski's Monas Amyli hat mit zwei Cilien versehene bewegliche Schwärmer, welche, zu mehreren ein Stärkekorn umschliessend, zu kleinen Plasmodien verschmelzen können. Dieses bildet eine Membran, und nachdem es seine Körpersubstanz auf Kosten des Stärkekorns vermehrt hat, durch simultane Theilung wiederum zahlreiche Schwärmer. Nach den vorliegenden Angaben kann auch ein einzelner Schwärmer, ohne mit andern sich zum Plasmodium zu vereinigen, ein Stärkekorn umfliessen und damit das Anfangsglied der gleichen Entwickelung werden welche eben beschrieben wurde.

Ganz ähnlich wie bei den besprochenen Formen verhält sich der Entwickelungsgang von Klein's Monadopsis, und Cienkowski's Pseudospora und Colpodella, nur dass die beiden letzteren Genera, soweit derzeit bekannt, keine Plasmodien bilden, sondern bei ihnen jedesmal ein Schwärmer nach der Nahrungsaufnahme zur Mutterzelle für eine neue Schwärmergeneration wird.

Plasmodiophora Brassicae lebt als Parasit in den Wurzeln von Cruciferen, zumal Kohlarten und verursacht an denselben gewaltige Geschwülste. Aus der runden, zarthäutigen Spore schlüpft im Wasser ein cilientragender und amöboider Schwärmer aus, welcher ohne sich zu theilen in die junge Wurzelepidermis und durch diese in das Parenchym der Wirthpflanze eindringt. In den stark anschwellenden Zellen der letztern treten dann grosse

amöboid bewegliche Körper auf, von denen nicht sicher gestellt werden konnte, ob sie durch Heranwachsen eines, oder wie bei den Myxomyceten aus der Verschmelzung mehrerer Schwärmer entstehen oder etwa durch eine ähnliche Protoplasma-Umbildung wie bei Rozella (S. 424). Zuletzt wird der ganze in einer Parenchymzelle enthaltene Protoplasmakörper unbeweglich und theilt sich, wiederum ohne vorher eine eigene Membran zu bilden, simultan in eine sehr grosse Anzahl von Sporen der angegebenen Beschaffenheit.

Unter dem Namen »niedere Schleimpilze« scheint Zopf[1]) endlich mit einigen der letztbeschriebenen Formen alle möglichen amöboid beweglichen niedern Organismen zusammenzufassen. Es ist das jedenfalls eine dem bisherigen Sinne nicht entsprechende Anwendung des Namens und um Missverständnisse zu vermeiden bemerke ich ausdrücklich, dass diese Anwendung, und daher auch die Besprechung anderer als der obenerwähnten Formen hier nicht stattfinden soll.

Capitel IX. Lebenseinrichtungen der Mycetozoen.

§ 126. Keimung. Die Mycetozoensporen deren Keimung beobachtet ist, sind keimfähig von dem Augenblick der Reife an. Manche können, geschützt aufbewahrt, die Keimfähigkeit lange behalten; z.B. viele Calcareae (Physarum, Didymium, Chondrioderma etc., Perichaena liceoides) 2—3, selbst (Physarum macrocarpum nach Hoffmann) 4 Jahre. Bei Trichia varia, rubiformis dauerte sie in den darüber angestellten Beobachtungen nur 7 Monate; bei andern Trichien und verwandten Formen scheint sie noch früher zu erlöschen.

Keimungsbedingungen sind für die meisten bekannten Formen die gewöhnliche Frühlings- und Sommertemperatur unserer temperirten Klimate und Wasserzufuhr. Die meisten keimen leicht, wenn sie in reines Wasser kommen, gut ausgebildetes frisches Material oft schon nach wenigen Stunden. In dem Wasser gelöste Nährstoffe hindern — wenigstens bei den darauf untersuchten Fuligo und Chondrioderma, die Keimung nicht. Die Ceratieen und die untersuchten Acrasieen keimen nicht in reinem Wasser, sondern nur in geeigneter Nährlösung. Das gleiche Verhalten und die Anwendung ungeeigneter Nährlösungen mögen die Ursachen für die Erfolglosigkeit der bisherigen Keimversuche mit Cribrarieen und Tubulinen sein.

Für die Sclerotien und Cysten gelten ähnliche Keimungsbedingungen wie für die Sporen, wie schon oben S. 460 angegeben wurde. Was man von den äusseren Ursachen der Entstehung dieser Zustände kennt, wurde daselbst erwähnt.

§ 127. Von den Lebenserscheinungen der Plasmodien musste manches schon im § 119 angegeben werden. Für viele dabei in Betracht kommende generelle Fragen muss, dem Programm dieses Buches gemäss, auf die allgemeine

1) Vgl. Biolog. Centralblatt, Bd. III, Nr. 22.

physiologische Litteratur, in erster Linie Pfeffer's Physiologie II, Cap. VIII und Stahl's neueste Specialarbeit verwiesen, und die Darstellung hier auf eine kurze Uebersicht der Lebenseinrichtungen eingeschränkt werden. Untersucht sind dieselben wiederum vorzugsweise an den leicht zugänglichen Physareen-Plasmodien, zumal Fuligo. Was man von anderen weiss, scheint mit dem für diese bekannten übereinzustimmen, bedarf jedoch noch genauerer Untersuchung.

Bewegung der Plasmodien. Die in der Organisation eines Protoplasma-Körpers gegebenen, uns grösstentheils unbekannten inneren Ursachen der Gestaltänderungen, des Austreibens und Einziehens von Fortsätzen, der inneren Körnerströmung bleiben hier aus selbstverständlichen Gründen unerörtert.

Von äusseren Ursachen sind für die Bewegungen und Gestaltveränderungen des Plasmodiums maassgebend die Beleuchtung, die Vertheilung und Bewegung des Wassers in dem Substrat, chemische Beschaffenheit der Umgebung und Temperaturverhältnisse. In wieweit rein mechanische Reize wirksam sind ist zweifelhaft. Rosanoffs frühere Annahme geotropischer Bewegungen hat sich als unrichtig herausgestellt. Man kann hiernach, im annähernden Anschluss an die allgemeine Terminologie der Wachsthumsbewegungen von Erscheinungen des Heliotropismus, Hydrotropismus und Rheotropismus, Trophotropismus, Thermotropismus reden.

Heliotropismus. Auf gleichmässig durchfeuchteter Fläche, z. B. wasserdurchtränktem Papier, in dunkelem oder in gleichmässig schwach beleuchtetem Raume gehalten, breitet ein in Vegetation begriffenes Plasmodium seine Aeste und Netze nach allen Seiten gleichmässig aus. Mit zunehmender Intensität der Beleuchtung wird, nach Baranetzki, die Beweglichkeit überhaupt herabgesetzt und bei ungleicher Beleuchtung verschiedener Orte der Ausbreitungsfläche werden die Aeste von der hellen Seite eingezogen und andere nach der beschatteten ausgetrieben, das Plasmodium wandert nach letzerer hin. Von der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen ist die Richtung dieser Bewegungen unabhängig, sie wird nur durch die Beleuchtungsintensität bestimmt.

Hydrotropismus. Wird, bei sonst allseits gleichmässig günstigen Bedingungen, die Wasservertheilung im Substrat ungleich hergestellt, so ziehen sich die vegetirenden (nicht der Sporenbildung nahen) Plasmodien von den trockneren Orten, wenn die Trockenheit einen bestimmten Grad erreicht hat, weg und wandern nach den feuchteren.

Rheotropismus. Lässt man durch ein poröses durchfeuchtetes Substrat, wie Filtrirpapier- oder Leinwandstreifen, einen Wasserstrom langsam fliessen, so wandern die vegetirenden Plasmodien auf der feuchten Fläche der Richtung des Stromes entgegen, ohne Rücksicht auf die rein räumliche Richtung in welcher er sich bewegt.

Trophotropismus. Vegetirende Plasmodien welche auf nährstofffreiem oder -armem Boden ausgebreitet sind, bewegen sich nach nährstoffhaltigen Körpern hin, sobald ihnen diese dargeboten werden, wiederum ohne Rücksicht auf die räumliche Richtung in welcher diese Bewegung zu geschehen hat.

Ist das gewöhnlich lohebewohnende Plasmodium von Fuligo auf der feuchten senkrechten Wand eines Glases ausgebreitet, so bleibt es in dieser Stellung caeteris paribus, so lange der Boden des Glases von reiner Wasserschicht bedeckt ist. Wird dieser Lohinfus zugesetzt, so dass das Plasmodium von demselben an einer Stelle berührt wird, so beginnt rasches Hinwandern nach letzterer und nach und nach Austreiben zahlreicher in die Lohflüssigkeit eintauchender Verzweigungen. Unter denselben Anfangsvoraussetzungen werden an ein Plasmodium gebrachte Lohstückchen rasch von zahlreichen neu ausgetriebenen Verzweigungen umgriffen. Die analoge Wirkung der infushaltigen Flüssigkeit und der festen Körper zeigt, dass es sich hier nur um eine Wirkung der chemischen Bestandtheile der Lohe handeln kann; welcher ist nicht genauer untersucht.

Einseitige Berührung eines Plasmodiums mit anderen in Wasser gelösten Körpern kann den umgekehrten Effect wie vorstehende Lohversuche haben, Abstossung der Plasmodien. Selbst $^1/_2$- und $^1/_4$ procentige Traubenzuckerlösung rief in Stahl's Versuchen diese Erscheinung anfänglich hervor, nach und nach trat aber Gewöhnung und ähnliches Verhalten wie zum Lohinfus ein. Plötzliche Aenderung der Concentration der Zuckerlösung, sei es dass dieselbe bis zu gewissem Grade (2%) gesteigert oder herabgesetzt wird, ruft analoge Erscheinungen wie die erstgenannten hervor. Einige Versuche mit Salzlösungen zeigten Stahl ebenfalls Abstossungen.

Bei einseitiger Absperrung von Sauerstoff erfolgt, wie von vornherein zu erwarten, Bewegung nach der Seite hin, an welcher dieser Zutritt hat.

T h e r m o t r o p i s m u s. Ist caeteris paribus, das Substrat auf verschiedenen Seiten ungleich erwärmt, so bewegt sich, wenigstens innerhalb der in Stahls Versuchen berücksichtigten Temperaturgrenzen, + 7^0 bis 30^0, das Plasmodium nach der stärker erwärmten Seite.

Die meisten Erscheinungen, welche man an spontan vegetirenden Plasmodien beobachtet hat, speciell ihr nach Jahreszeit, Witterung u. s. w. wechselndes Hin- und Her-, Hervor- und Zurückkriechen in dem aus angehäuften Pflanzenresten, wie Laub, Lohe u. dergl. bestehenden Substrat erklären sich aus den angeführten Versuchsresultaten sehr einfach.

Zur Erklärung einer andern ganz besonders auffallenden Erscheinung ist noch eine weitere von Stahl festgestellte Thatsache hinzuzufügen. Bei den Plasmodien nämlich, welche darauf untersucht werden konnten (Fuligo, Physarum spec.) ändert sich mit dem Alter die Reaction gegen örtlich ungleiche Wasservertheilung in der Umgebung. Während sie während des Stadiums ihrer Vegetation caeteris paribus p o s i t i v h y d r o t r o p i s c h sind, d. h. von den trockenen nach den feuchtern Orten wandern, tritt gegen den Zeitpunkt der Sporangienbildung hin n e g a t i v e r H y d r o t r o p i s m u s ein, d. h. Bewegung von dem feuchteren Orte nach dem trockneren.

Auch diese Bewegung erfolgt ohne Rücksicht auf die rein räumliche Richtung, also auf- oder abwärts u. s. w. Aus derselben erklärt sich die überall wiederkehrende Erscheinung, dass wenigstens die allermeisten Plasmodien, sobald sie zur Sporangienbildung reif sind, an die Oberfläche des feuchten Substrats und hier, oft selbst weite Strecken durchwandernd, an relativ sehr

trockene Orte kriechen um dann zur Sporangien-Formung überzugehen; ferner, nach den Stahl'schen Beobachtungen auch die Aufrichtung der Sporangiumanlagen in zur relativ feuchten Substratfläche rechtwinkliger Richtung.

Ob für letztere Erscheinung in bestimmten Fällen etwa noch andere Ursachen wirksam sein können ist weiter zu untersuchen. Auch die Frage ob etwa mit bestimmtem Entwickelungsalter noch in anderer Beziehung als der zum Hydrotropismus die hier besprochenen Eigenschaften von Plasmodien sich ändern, ist noch weiter zu prüfen, speciell mit Rücksicht auf eine Angabe Hofmeisters[1]) derzufolge sich gewisse Plasmodien nach der Seite stärkster Beleuchtung hin bewegten.

Den vorstehend besprochenen Bewegungen schliesst sich noch eine an, welche einer besonders kurzen Discussion bedarf. Wie schon oben (S. 458) kurz erwähnt, schlucken die Plasmodien, wenigstens der Calcareen oder Physareen, kleine feste Körper in ihre Körpersubstanz ein. Dies geschieht durch bestimmte Bewegungen; die Oberfläche des Plasmodiums erhebt sich wulstartig um den sie berührenden Körper, und die Wulstränder fliessen nach und nach über diesem zusammen.

Diese Erscheinung tritt ein an den Plasmodien, sobald sie aus Verschmelzung der Schwärmer entstanden sind, nicht an den Schwärmern selbst, wenn man von noch sicher zu stellenden vereinzelten Beobachtungen an Dictyostelium absieht. Sie ist an keinen bestimmten Ort des Plasmodiums gebunden. Sie kann dauern bis zum Beginn der Sporangienbildung. Mit der Vorbereitung zu dieser werden die aufgenommenen fremden Körper, soweit noch vorhanden, ohne Ausnahme wieder ausgestossen, manche derselben auch schon vorher. Alles das zeigt, dass es sich bei besagtem Einschlucken nicht um ein einfaches Eingepresst werdender festen Körper in die dabei passive weiche Substanz des Plasmodiums handelt, sondern um eine Reaction dieses auf den durch die Berührung mit jenen gegebenen Reiz.

Die Qualität der aufgenommenen Körper ist, soweit beobachtet, verschieden: Fragmente abgestorbener Pflanzenzellen, Sporen von Pilzen, von den Myxomyceten selbst, Sclerotienzellen dieser, Stärkekörner, Farbstoffstückchen, wenn solche in die Nähe des Plasmodiums gebracht worden waren.

Alle diese Körper haben aber das miteinander gemein, dass sie aus organischen Verbindungen bestehen, und für manche derselben ist wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich, dass sie nach der Einschluckung dem Plasmodium Nährstoff liefern. Ob auch gänzlich indifferente anorganische Körper aufgegenommen werden ist nicht genau bekannt. Es bleibt daher die Frage unbeantwortet, ob jene Bewegungen des Einschluckens durch rein mechanischen Berührungsreiz hervorgerufen werden, oder durch bestimmte chemische Eigenschaften des zu verschluckenden Körpers. In letzterem Falle würde sich die Erscheinung der oben beschriebenen Bewegung nach nährstoffhaltigen Körpern unmittelbar anreihen, beide würden sich einer allgemeinern Reactionserscheinung auf chemische Reize als Spezialfälle unterordnen. Eine alte Beobachtung von mir spricht dafür, dass die Reaction nicht nur abhängt oder abhängen kann

---

1) Pflanzenzelle p. 20.

von bestimmter chemischer Qualität des den Reiz ausübenden Körpers, sondern dass auch Plasmodien verschiedener Art auf den gleichen Reiz ungleich reagiren. Dargebotene Carminstückchen wurden nämlich von Didymium Serpula in Menge, von Chondrioderma difforme kaum aufgenommen.

§ 128. Was den Ernährungsprocess selbst betrifft, so findet dieser nur an den amöboiden Zuständen der Mycetozoen statt, den Schwärmern also und den Plasmodien. Sämmtliche Myxomyceten, welche man genauer kennt, sind ihrer thatsächlichen Haupt-Anpassung nach Saprophyten, sie leben von todter organischer zumal pflanzlicher Substanz (und selbstverständlich den nöthigen Aschenbestandtheilen), sie bewohnen daher wesentlich Anhäufungen todter Pflanzentheile — Laub, Lohe, faules Holz etc. Welche chemisch definirte Körper hier thatsächlich gewöhnlich als Nährstoff dienen oder dienen können ist nicht näher untersucht.

Die Nährstoffe werden während des Schwärmerzustandes, wie aus oben angeführten Thatsachen hervorgeht, jedenfalls nur in flüssiger resp. gelöster Form aufgenommen. Für die Plasmodien gilt das gleiche wohl mindestens zu grossem Theile. Das wird wenigstens sehr wahrscheinlich durch das Verhalten zu der aus Lohe extrahirten Flüssigkeit, welches nach Stahls oben angeführten Versuchen die Plasmodien von Fuligo zeigen. Damit steht die Beobachtung in Uebereinstimmung, dass Plasmodien von Chondrioderma difforme ohne dass ihnen feste Körper dargeboten werden, in wässerigen Infusen von Pflanzentheilen aus Sporen erzogen werden können; und dass endlich in den — freilich nicht sehr vollständig untersuchten — Plasmodien bestimmter Species, z. B. Lycogala, feste Ingesta überhaupt noch nicht gefunden worden sind. —

Auf der anderen Seite sieht man von den oben näher bezeichneten Plasmodien, zu welchen auch das letztgenannte Chondrioderma gehört, feste Körper in der beschriebenen Weise aufgenommen und — wenigstens theilweise — wieder ausgestossen werden. Eine mehr oder minder vollständige Lösung der aufgenommenen ist öfters beobachtet worden. Von den durch ein Plasmodium verschluckten der gleichen Species angehörigen Sclerotienzellen wurde schon oben gesagt, dass sie nach und nach schwinden und in die Körpersubstanz des Plasmodiums aufgehen; hier ist jedoch nicht entschieden, ob es sich um wirkliche Lösung handelt oder nur um ein demjenigen der Schwärmer oder der Plasmodiumäste entsprechendes Verschmelzen mit dem aufnehmenden Körper. In den oben erwähnten mit Carmin gefütterten Plasmodien des Didymium Serpula aber erfolgte wenigstens theilweise Lösung der Carminstückchen. Diese wurden vielfach in dem Körnerstrome fortbewegt, und waren nach 24 Stunden eingeschlossen in je eine von klarer rother Lösung erfüllte Vacuole. Das dauerte mehrere Tage. Im Gegensatz hierzu zeigte das erwähnte Chondrioderma keine Spur von Lösung der wenigen Carminstückchen welche es aufgenommen hatte. In Versuchen, welche Dr. Wortmann angestellt hat, nahmen Plasmodien von Fuligo reichlich Stärkekörner auf und diese zeigten nach 2—3 Tagen tiefe Corrosionen. Dies zeigt das Vorhandensein eines stärkelösenden Ferments, welches schon Kühne constatirt hatte. Ein Cellulose umsetzendes Ferment muss wenigstens während des Uebergangs der Sclerotien

von Fuligo in den beweglichen Zustand vorhanden sein, weil die Cellulosemembranen jener dabei rasch gelöst werden. Ein peptonisirendes Ferment hat Krukenberg nachgewiesen[1]).

Alle diese Thatsachen deuten übereinstimmend darauf hin, dass die festen Ingesta wenigstens theilweise als Nahrung aufgenommen und verdaut, unverdaute Reste dann ausgestossen werden. Eine präcise physiologische Untersuchung dieser und der daran sich knüpfenden weiteren Fragen liegt noch nicht vor. In sofern Plasmodien etwa auch lebende Körper fressen und verdauen, wird natürlich auch der Name Saprophyten zu modificiren sein.

Von den oben den Myxomyceten zweifelhaft angeschlossenen Formen sind die einen, z. B. Bursulla, ihrer Lebenseinrichtung nach Saprophyten. Plasmodiophora ist, wie aus dem Mitgetheilten ersichtlich, ein gewaltig deformirender endophyter Parasit nach der für die Pilze gebrauchten Terminologie. Vampyrella und die anderen Formen analoger Lebensweise kann man nicht mehr Parasiten nennen; sie fressen andere Organismen auf, ganz oder theilweise, indem sie das Aufzunehmende einschlucken durch gleiche oder ähnliche Bewegungen wie die Plasmodien ihre festen Ingesta aufnehmen.

Litteratur.

E. Fries, Systema mycologicum III (1829).

A. de Bary, Die Mycetozoen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X (1859). 2. Auflage. Leipzig 1864. Für viele Einzelheiten und ausführliche Litteraturangaben sei auf diese 2. Auflage verwiesen und auf die folgenden Schriften:

L. Cienkowski, Zur Entwickelungsgeschichte der Myxomyceten; und Das Plasmodium. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. III, 325 und 400.

J. T. Rostafinski, Versuch eines Systems der Mycetozoen. Diss. Strassb. 1873.

——, Slucowce (Mycetozoa). Eine Monographie. Paris 1875 (polnisch). Hier ausführliche Litteraturliste bis 1875.

J. Alexandrowitsch, Ueber Myxomyceten (russisch). Warschau 1872.

Strasburger, Zur Entwickelungsgesch. d. Trichia fallax. Bot. Zeitung 1884, p. 305.

A. Famintzin u. M. Woronin, Ueber Ceratium hydnoides u. C. porioides. Mém. Acad. St. Pétersbourg. T. XX, No. 3 (1873).

O. Brefeld, Dictyostelium mucoroides. Abhandl. d. Senckenb. Ges. Bd. VII (1869).

——, Untersuchungen aus d. Gesammtgebiete d. Mycologie I. Leipzig 1884.

L. Cienkowski, Ueber einige protoplasmatische Organismen (Guttulina). Vgl. Just's Jahresber. f. 1873 p. 61.

van Tieghem, Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. Soc. bot. France. T. 27 (1880) p. 317.

V. Fayod, Bot. Zeitung 1883. Guttulina protea.

L. Cienkowski, Beiträge zur Kenntniss der Monaden. M. Schultze's Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. I, p. 203, Taf. XII—XIV. Vgl. auch Regel, Botan. Zeitg. 1856, p. 665.

M. Woronin, Plasmodiophora Brassicae. Pringsheim's Jahrb. Bd. XI, p. 548, Taf. 29 bis 34.

E. Haeckel, Monographie d. Moneren. Jenaische Zeitschrift, Bd. IV, p. 64.

F. E. Schulze, Rhizopodenstudien. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XI. Bd. XIII, p. 9.

---

1) Unters. d. Physiol. Instituts z. Heidelberg, Bd. II, p. 273. Vgl. auch Reinke, l. c. p. 52.

J. Klein, Vampyrella. Bot. Zeitg. 1882. Bot. Centralbl. 1882, XI, Nr. 5—7.
N. Sorokin, Bursulla crystallina. Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. II, p. 40, Tab. 8.

S. Rosanoff, De l'influence de l'attraction terrestre sur la direction des Plasmodia des Myxomycètes. Mém. Soc. de Cherbourg, Tom XIV, p. 149.
J. Baranetzki, Influence de la lumière sur les Plasmodia des Myxomycètes. Ibid. Tom. XIX, p. 321.
E. Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878 p. 69.
E. Stahl, Zur Biologie d. Myxomyceten. Bot. Zeitg. 1884.

Das an das behandelte Gebiet angrenzende und auf dasselbe übergreifende zoologische Material sammt Litteratur findet sich in dem reichhaltigen Buche: H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, I. Band. Protozoa, bearb. von O. Bütschli. Leipzig u. Heidelb. 1880. — Auf dieses Werk sei hier noch ausdrücklich hingewiesen.

Dritter Theil.

Die Bacterien oder Schizomyceten.

Capitel X. Morphologie der Bacterien.

§ 129. Die hier zu behandelnde Gruppe wird nach Nägeli[1]) Schizomyceten, Spaltpilze genannt, mit einem älteren, für die Bezeichnung der gesammten Gruppe von Cohn 1872 wieder aufgenommenen Namen Bacterien. Ich wählte den letzteren Namen, weil in der Gruppe nicht nur »Pilze« in Nägeli's Sinne, nämlich chlorophyllfreie Thallophyten, sondern, und zwar gerade unter ihren characteristischsten Angehörigen, auch chlorophyllführende Formen enthalten sind, welche in keinem Sinne des Wortes Pilze genannt werden können. Als Genusnamen vermeide ich das Wort Bacterium. Für die Formen, welche das „Genus" Bacterium der Autoren bilden, gebrauche ich theils den nachher präciser zu begründenden Gattungsnamen Bacillus, theils den Namen Arthrobacterium; und zwar letzteren für alle diejenigen Formen, bei welchen die unten zu beschreibende endogene Sporenbildung nicht bekannt ist. Hiermit soll und kann nicht eine definitve Reform der Nomenclatur gegeben sein, sondern nur ein kurzer Ausdruck für den derzeitigen Stand unserer sehr unvollkommenen Kenntnisse.

Die Bacterien bestehen aus kleinen, oft kaum 1 μ breiten Zellchen welche von isodiametrisch rundlicher oder cylindrisch stabförmiger Gestalt sind, und sich bei ausreichender Ernährung mittelst successiver Zweitheilung in je zwei gleiche Tochterzellen durch unbegrenzt zahlreiche Ordnungen vermehren. Die successiven Theilungen erfolgen in den meisten Fällen alle in der gleichen Richtung, so dass alle aus einer Initialzelle hervorgegangenen Zellen im Falle des unverschobenen Vereintbleibens in eine einfache — fadenförmige — Reihe geordnet sind. Alle Glieder der Reihe sind in gleicher Weise wachsthums- und theilungsfähig. Seltener erfolgen, bei sonst dem beschriebenen gleichen Verhalten, die successiven Theilungen nach abwechselnd verschiedenen Richtungen, so dass die Anordnung der unverschobenen Generationen von Anfang an eine andere ist als die der einfachen Reihe.

---

1) Verhandl. d. Deutschen Naturforscher-Versammlung zu Bonn. Vgl. Botan. Zeitung 1857, p. 760.

Von dem Bau der Bacterienzellen weiss man, ihrer geringen Grösse halber, wenig näheres. Was man über die meisten derselben — mit gutem Rechte — aussagt, gründet sich mehr als auf directe Beobachtung auf die Analogien mit den Zellen anderer, grosszelligerer Organismen, mit welchen sie in den erkennbaren Haupt-Eigenschaften übereinstimmen und auch durch Intermediärformen verbunden sind.

Der Protoplasmakörper der Zelle erscheint im Stadium der lebhaften Vegetation bei den meisten, auch grösseren Formen als eine homogene schwach lichtbrechende, den Zellraum ausfüllende Masse. Distincte Körnchen (»Mikrosomen«) deren stoffliche Beschaffenheit dahingestellt bleiben muss, lassen sich bei grösseren Formen auch in diesen Zuständen hie und da unterscheiden. Bei nachlassender Vegetation treten sie reichlicher hervor, und kann auch öfters eine wandständige Anordnung des Protoplasmas um einen wasserhellen Mittelraum beobachtet werden. Dem Protoplasma der in sulfathaltigem Wasser wachsenden Beggiatoen sind (krystallinische) stark lichtbrechende Schwefelkörnchen, welche der Zersetzung der Sulfate durch die Pflanze ihren Ursprung verdanken, in oft reicher Menge eingelagert, wie Cramer und Lothar Meyer zuerst nachgewiesen haben.

Der Protoplasmakörper einiger, nach den vorliegenden Daten hierher gehörender Arten bildet Chlorophyll, er erscheint durch diesen Farbstoff gleichmässig grün gefärbt. Van Tieghem fand zwei so beschaffene wasserbewohnende Formen, die er als (Arthro-) Bacterium viride und Bacillus virens unterscheidet[1]; W. Engelmann eine dritte, durch sehr blasse Chlorophyllfärbung ausgezeichnete, die er (Arthro-) Bacterium chlorinum nennt[2].

Die meisten Arten sind durch den Mangel des Chlorophylls und analoger Farbstoffe ausgezeichnet. Sie stimmen hierin mit den Pilzen überein und verdanken dieser Thatsache und ihren physiologischen Consequenzen den pilzlichen Namen. Bei manchen Arten, wie Zopf's Beggiatoa roseo-persicina und den dazu gerechneten Formen ist der Protoplasmakörper gleichmässig tingirt durch einen rothen Farbstoff, welchen Lankester näher untersucht und Bacteriopurpurin genannt hat[3]. Von den Farbstoffen welche das oft intensiv rothe, blaue, gelbe u. s. w. Colorit der gelatinösen Ansammlungen kleiner Formen, z. B. des Micrococcus prodigiosus verursachen, ist nicht sicher ob sie nur in den Membranen oder auch in dem Protoplasma enthalten sind.

Einzelne chlorophyllfreie Arten bilden in dem Protoplasma eine Substanz welche nach ihrem Verhalten zu Reagentien und ihren in bestimmten Fällen beobachteten physiologischen Beziehungen dem Amylum oder richtiger der Granulose ähnlich oder gleich zu erachten ist. Die Zellen von Prazmowski's Bacillus (Clostridium) butyricus (Amylobacter Clostridium Trécul) und Spirillum amyliferum van Tieghem[4]) werden in den der Sporenbildung (§ 130)

---

1) Bull. Soc. bot. de France T. 27 (1880) p. 174. Die von van Tieghem dort citirte Figur von Perty ist interessant, es wird aber doch zweifelhaft bleiben müssen, ob sie hierher gehört.

2) Bot. Zeitg. 1882, p. 323.

3) Quart. Journ. of Micr. Sc. New Series. Vol. XIII (1873) p. 408.

4) Vgl. Prazmowski l. citand. van Tieghem, Bull. Soc. bot. de Fr. T. 26, (1879) p. 65.

vorangehenden Stadien stärker lichtbrechend und ihr Protoplasmakörper nimmt alsdann durch Jodlösung eine blaue oder violette Farbe an, entweder seiner ganzen Ausdehnung nach oder mit Freilassung bestimmter nicht blau werdender Querzonen; in beiden Fällen jedoch so, dass die gebläute Substanz das Protoplasma gleichmässig durchtränkt, ohne in ihm bestimmt geformte Körper zu bilden. Die Erscheinung tritt ein sowohl in stärkehaltigem als in stärkefreiem Nährsubstrat. Mit der Ausbildung der Sporen verschwindet die amyloide Substanz. Ohne nachgewiesene Beziehung zu Sporenbildung kommt diese amyloide Iodreaction vor bei Hansen's essigbildendem Arthrobacterium (Bacterium) Pastorianum und hie und da bei Leptothrix buccalis[1]). Bei den meisten untersuchten Formen ist sie nicht gefunden; insonderheit wird auch für die chlorophyllführenden von dem Vorkommen amyloider Körper nichts angegeben.

Zellkerne sind in Bacterien bis jetzt nicht beobachtet.

Der Protoplasmakörper der Bacterien ist, soweit beurtheilt werden kann, in allen Fällen von einer Zellmembran umgeben. An solchen Zellen oder Zellreihen, welche in Flüssigkeit einzeln, ohne zu grössern Massen verklebt zu sein, lebhaft vegetiren, erscheint sie auf den Seitenflächen des Protoplasmakörpers als eine zarte Aussenbegrenzung, an den Grenzflächen reihenweise dicht verbundener cylindrischer Zellen als eine Scheidewand, welche oft erst durch wasserentziehende und färbende Reagentien erkennbar, an dem lebenden Exemplar so völlig unsichtbar ist, dass die mehrgliedrige Zellreihe wie ein homogener, ungegliederter Cylinder erscheint.

Diese zarte, den Protoplasmakörper unmittelbar bekleidende Membran muss jedenfalls bei manchen Formen, speciell manchen Spirillen in hohem Grade dehnbar und zugleich elastisch sein. Den gestreckt cylindrischen Körper dieser Formen sieht man nämlich oft starke, ruckweise Krümmungen machen und wieder ausgleichen. Nach den zur Zeit herrschenden allgemeinen Anschauungen kann hierbei nur der Protoplasmakörper als activ angenommen werden; um seinen Bewegungen zu folgen muss die bekleidende Membran jene Eigenschaften besitzen.

Wenige, oder wahrscheinlicher keine vegetirenden Bacterienzellen sind auf ihrer Entwickelungshöhe von der beschriebenen zarten Membran allein bekleidet. Diese ist vielmehr nur die innerste Schicht einer in die Dicke wachsenden und dabei in ihren äusseren Theilen gelatinös aufquellenden Membran. Wohl überall wo man darauf achtet findet man solch gelatinöse Aussenschichten oder Umhüllungen und die directe Beobachtung zeigt, dass sie in der bezeichneten Weise mit der zarten Innenmembran zusammenhängen, resp. aus ihr hervorgehen.

Die specielle Beschaffenheit der Gallerthüllen wechselt nach den Einzelfällen innerhalb weiter Grenzen; bei den typischen Bacterien mit frei beweglichen Stäbchen ist sie unscheinbar; jedoch schon zu erkennen an den schleimigen Flocken, welche grössere Anhäufungen dieser Formen bilden. In anderen Fällen ist sie entwickelter, von derberer Consistenz, und kann dann theils

---

1) Vgl. Zopf, Spaltpilze.

distincte gelatinöse Scheiden um Zellen und Zellverbände bilden, theils dieselben zu grösseren gallertigen Massen vereinigen, verkleben.

Die chemische Zusammensetzung dieser Gallertmembranen ist, den vorliegenden Untersuchungen zufolge, nach Einzelformen sehr verschieden. Einerseits fanden Löw[1]) die Membranen der Essigmutter und Scheibler und Durin[2]) jene des Leuconostoc mesenterioides der Hauptmasse nach aus der Cellulose nahestehendem Kohlehydrat gebildet; andererseits geht aus den Untersuchungen von Nencki und Schaffer[3]) mit Wahrscheinlichkeit hervor, dass sie, bei den Gallertmassen (Zooglöen) von Fäulnissbacterien, neben minimalen Quantitäten celluloseartiger Körper, der Hauptmasse nach aus derselben eiweissartigen Verbindung besteht, welche auch für das Protoplasma dieser Zellen den Hauptbaustoff liefert und von diesen Autoren als Mycoprotein unterschieden wird. Ich rede von Wahrscheinlichkeit, weil es immerhin nicht ganz sicher ist in wieweit die bei makrochemischer Untersuchung gefundenen Körper dem einen oder dem andern Formtheile solch kleiner Wesen angehört haben.

In sehr vielen Fällen sind die Membranen farblos. Andererseits nimmt man, wie schon oben erwähnt, an, dass die intensiv rothen, blauen etc. Färbungen, welche manche Bacterienanhäufungen zeigen, und welche von Farbstoffen die mit Anilinfarben Ähnlichkeit haben herrühren, den Gallertmembranen angehören, so weit es sich dabei nicht um Ausscheidungsproducte handelt welche in das Substrat eingedrungen sind[4]). Die Scheiden welche die Fäden von Cladothrix und Crenothrix umkleiden werden oft durch eingelagertes Eisenoxydhydrat rostfarbig bis dunkelbraun gefärbt.

Viele Bacterienformen sind in Flüssigkeit frei beweglich, schwärmend wie man sagt. Sie zeigen rasches Fortrücken unter gleichzeitiger Rotation um ihre Längsachse und oft anscheinender Krümmung des Körpers. Es ist an solchen Formen, auch bei günstigsten Verhältnissen, in zahlreichen Fällen an dem Körper nichts zu finden was für ein distinctes Bewegungsorgan gelten könnte. In anderen Fällen sind, seit Cohn und wenn man will seit Ehrenberg an schwärmenden Formen sehr zarte, als Cilien oder »Geisseln« angesprochene Fadenfortsätze gefunden worden, an einem oder an beiden Enden und hier meist je 1, zuweilen aber auch 2 und selbst 3 von einem Punkte entspringend. Nach den vorliegenden Daten ist zweifelhaft, ob diese Bildungen gleich den Cilien der übrigen pflanzlichen Schwärmzellen Theile, Fortsätze des Protoplasmakörpers sind, welche durch die Membran hindurch nach Aussen treten, oder ob sie der Membran selbst, als Appendices angehören. Die Gründe welche van Tieghem[5]) für letztere Ansicht geltend macht, und welche darin bestehen dass ein directer Zusammenhang mit dem Protoplasmakörper nicht deutlich ist,

---

1) Nägeli, über d. chem. Zusammensetzung d. Hefe. Sitzber. d. Münchener Acad. Mai 1878. Id. Theorie d. Gährung, p. 111.

2) Vgl. van Tieghem, Ann. sc. nat. 6. Sér. Tom. VII, p. 180.

3) Journ. f. pract. Chemie, Neue Folge, Bd. 20 (1879) p. 443 ff.

4) Vgl. Schröter, über einige durch Bacterien gebildete Pigmente. Cohn's Beitr. z. Biol. Heft 2, p. 109. Auch Nägeli, Unters. üb. niedere Pilze, p. 20.

5) Bull. Soc. bot. de France XXVI (1879) p. 37.

dass dagegen diese Bildungen gegen färbende Reagentien sich gleich den Membranen und nicht gleich dem zugehörigen Protoplasma verhalten, diese Gründe sprechen gegen ihre Cilieneigenschaft. Das sie als Bewegungsorgan fungiren, ist bei der Unbeständigkeit ihres Vorkommens an den beweglichen Formen mindestens fraglich. Uebrigens wäre auch noch zu untersuchen ob nicht die als Geisseln oder Cilien beschriebenen Bildungen je nach den Einzelfällen verschiedene Bedeutung haben, das einemal etwa der Membran angehören, z. B. bei Bacillus subtilis, in andern Fällen dem Protoplasmakörper, z. B. bei den grösseren arthrosporen Formen.

Nach der Form des Auftretens unterscheidet man von den vegetativen Zuständen eine Anzahl Haupt-Gestaltungen und zwar:

a) mit alleiniger Rücksicht auf die Gestalt der Einzelzellen resp. ihrer einfachsten Generationsverbände.

1. Kokken: isodiametrische oder wenigstens sehr wenig einseits gestreckte Einzelzellen. Je nach Dimensionen werden dann nach Bedarf Mikrokokken, Makrokokken, auch Monadenformen unterschieden.

2. Stäbchenformen, d. h. einseits gestreckte, cylindrische, seltener spindelförmige Einzelzellen resp. kurze Verbände solcher. Wiederum hat man hier nach Einzelfällen Kurzstäbchen (Bacterien s. St.), Langstäbchen (Bacillen), Spindelstäbchen (Clostridien) u. a. unterschieden.

3. Schraubenformen, d. h. korkzieherartig gewundene Stäbchen, theils mit engen Windungen (Spirillen, Spirochaeten etc.) theils mit schwachen, sehr steilen (Vibrionen).

Wie im Grunde aus dem Gesagten schon hervorgeht, kann zwischen diesen 3 Gruppen, zwischen kurzen Stäbchen z. B. und Kokken, oder einem leicht gedrehten Vibrio und einem von der mathematischen Geraden etwas abweichenden Bacillus eine scharfe Grenze nach der Gestaltung nicht gezogen werden. Auch der Structur nach ist derzeit eine scharfe Sonderung nicht möglich.

Insbesondere ist dies für die Stäbchenformen zu betonen, indem ein Stäbchen theils eine Einzelzelle von der entsprechenden Gestalt sein kann theils ein fester Verband genealogisch nah zusammengehöriger Einzelzellen. In letzterem Falle sind während einer Anzahl von Theilungen die Zellgrenzen oft so zart, dass, ohne genaue Untersuchung, der ganze Verband für einen eineinfachen homogenen Körper gehalten wird. Es ist daher bei Angaben, welche von Stäbchen schlechthin reden, nur der Habituseindruck zu verstehen, wo nicht der Bau des Stäbchens genau beschrieben wird.

Zu diesen drei Formen kommen als vierte noch hinzu die blasigen Anschwellungen. Dieselben finden sich einzeln mit den drei anderen, und evident aus diesen hervorgehend, und zeichnen sich vor ihnen aus dadurch, dass die Zellen auf das Mehrfache des Volumens der andern Form angeschwollen sind und dabei oft kolbige, unregelmässige Gestalten angenommen haben. Diese blasigen Formen sind beobachtet worden bei Culturen mit anscheinend ungenügendem oder erschöpftem Nährmaterial; so bei Cladothrix und Crenothrix (Zopf, Cienkowski), Bacillus-Formen (Buchner, Prazmowski), Bacterium cyanogenum (Neelsen). Man hält sie daher für krankhaft veränderte

Zustände der anderen, Involutionsformen wie Nägeli und Buchner sie nennen. Andererseits sind sie, wie Hansen zeigte, bei den Essigmutterbacterien sehr häufige, fast regelmässige Erscheinungen; ob sie hier und vielleicht allgemein noch andere Bedeutung haben weiss man nicht.

b) Nach der Art des Verbandes kann jede der bezeichneten Gestaltformen auftreten

1. freilebend, d. h. ohne feste Vereinigung wenn auch in reicher Geselligkeit mit ihresgleichen.

2. in Fadenform, d. h. Vereinigung zu langen fadenförmigen Reihen. Bei den meisten Schizomyceten sind diese unverzweigt, man redet dann von Leptothrix- oder Mycothrix-Form. Selten (Cladothrix) tritt Verzweigung ein, indem ein Glied mit einem seiner Enden aus der Reihe in welcher es entstanden ausbiegt und in einer von dieser divergenten Richtung Wachsthum und Theilungen fortsetzt. Diese Form der Verzweigung ist auch, entsprechend der für die Scytonemeen gültigen Terminologie, mit dem im Grunde unrichtigen, mindestens aber überflüssigen Namen falsche,- Pseudo-Verzweigung bezeichnet worden.

Bei einzelnen grösseren hierher gerechneten Formen (z. B. Crenothrix, Cladothrix, Beggiatoa sp.), welche Fäden bilden, setzen sich diese mit einem Ende an feste Körper an, während das andere frei in die umgebende Flüssigkeit ragt; sie lassen hiernach Spitze und Basis unterscheiden, zu welchen dann manche Wachsthumserscheinungen, z. B. die Richtung von Zweigen u. a. m. in Beziehungen stehen können.

Die Fadenbildung kommt zu Stande bei solchen Schizomyceten, deren Wachsthum und Theilungen ausschliesslich oder ganz vorzugsweise nach einer (longitudinalen) Richtung vorschreiten. Geschieht dieses abwechselnd nach zwei oder drei Richtungen so können, bei Erhaltung des genetischen Verbandes

3. flächenartige oder körperliche Gruppen zu Stande kommen. Die würfelförmigen Packete der Sarcina ventriculi sind hierfür das bekannteste Beispiel. Zur Veranschaulichung ihres Aussehens können Fig. 170 *p** (S. 429) und Fig. 175 *a* (S. 441) dienen.

4. Die beschriebenen Verbände und Einzelformen jeglicher Art können wiederum durch cohärente Gallerte vereinigt sein zu grössern gelatinösen Massen, welche mit dem ältern und allgemeinern Namen Palmellen oder dem neuerdings für den in Rede stehenden Specialfall gebräuchlichern Zoogloea bezeichnet werden. Dieselben stellen je nach Species und Culturform gelatinöse Schichten oder Häute dar, welche die Oberfläche des festen oder flüssigen Substrats bedecken; oder aber, in Flüssigkeit suspendirt, klumpige, nicht selten lappig verzweigte Massen verschiedenartigster Form. Die gallertigen Zellmembranen sind in ihnen entweder in eine homogene Masse zusammengeflossen, oder nach den Einzelzellen und Spezialverbänden geschichtet.

In den festeren grösseren Verbänden sind die Einzelzellen oder Specialverbände an der Locomotion gehindert, welche, wie oben erwähnt, vielen derselben im freien Zustande zukommt.

Alle diese Erscheinungen der Gestaltung und des Verbandes sind zunächst

nichts anderes als Wuchsformen, wie Fadenpilz, Sprosspilz, Pilzkörper u. s. w. Vgl. § 1.

Nach diesen Wuchsformen aber und unter der freilich nicht sicher begründeten Voraussetzung ihrer gleichförmig bleibenden Reproduction sind ursprünglich Species und Genera der Bacterien unterschieden worden und Cohn hat seit 1872 diesen Unterscheidungen einen präcisen Ausdruck gegeben. Es handelt sich dabei, wie aus dem Gesagten unmittelbar hervorgeht, zunächst um nichts weiter als um Formspecies und Formgenera, in dem S. 129 bezeichneten Sinne dieser Worte; die oben angeführten Namen Micrococcus, Bacillus, Spirillum, Spirochaete, Vibrio, Leptothrix, Zoogloea und manche andere sind in diesem Sinne ursprünglich als Genusnamen und nicht zur Bezeichnung von Wuchsformen gebraucht worden. Von den Beziehungen dieser Formgenera zu natürlichen, d. h. auf den Gesammtentwickelungsgang gegründeten Genera wird unten die Rede sein.

§ 130. Nach dem Entwickelungsgang hat man auf Grund der derzeit bekannten Thatsachen unter den als Bacterien oder Schizomyceten zusammengefassten Formen zwei Gruppen zu unterscheiden, wie van Tieghem in seinem neuen Lehrbuch schon theilweise gethan hat. Erstens nämlich die Arten mit endogener Sporenbildung: endospore, und zweitens jene ohne dieselbe: arthrospore Bacterien. Ob diese Unterscheidung sich auf die Dauer halten wird muss abgewartet werden. Dass man vielen Formen begegnet, deren Verhalten in bezeichneter Richtung noch unbekannt ist, versteht sich bei denlückenhaften derzeitigen Kenntnissen von selbst. Die rein practische Bacteriensystematik wird diese Unterscheidung daher zunächst wenig brauchbar finden.

a. Endospore Bacterien.

Die unter diesem Namen zusammengefassten Formen sind der Hauptsache nach bekannt in der Wuchsform von ein- oder wenigzelligen oder zu langen Fäden verbundenen Stäbchen, welche auch zu grösseren gallertigen Massen oder Häuten angehäuft sein können. Bei den einen sind die Stäbchen schraubig gekrümmt und diese nenne ich hier Spirillum van Tieghem. Andere zeigen die Krümmungen nicht, sie sind gerade oder wenig krumm; diese fasse ich hier als Bacillus zusammen und rechne dazu alle endosporen Formen, die theils als Bacillus theils als Clostridium, Bacteridium, Vibrio u. s. w. beschrieben sind. Nicht endospore Formen, welche diese Namen führen auf Grund ihrer Wuchsform sind hiernach natürlich ausgeschlossen.

Die in Rede stehenden Bacterien sind ausgezeichnet durch einen eigenartigen Sporenbildungsprocess. Wenn derselbe beginnt, wird das bisher homogene Protoplasma der Einzelzellen etwas dunkler, manchmal deutlich körnig, bei den oben (S. 491) angeführten Formen, welche jedoch die Minderzahl bilden, nimmt es die amyloide Reaction an. Dann erscheint, im Innern jeder Zelle ein dunklerer, relativ sehr kleiner Körper, der nun rasch an Volumen zunimmt und dabei — lange bevor er seine definitive Grösse erreicht hat — scharfen Umriss erhält und sehr stark lichtbrechend wird. Er erscheint als ein bläulich glänzendes dunkel und scharf umschriebenes Korn.

Er wächst nun weiterhin zu seiner definitiven Grösse und Gestalt heran und kann diese binnen weniger Stunden erreichen. In dem Maasse als sein Wachsthum fortschreitet, schwindet das umgebende Protoplasma, resp. die amyloide Substanz, derart dass der erwachsene Körper innerhalb der sehr zart umschriebenen Membran seiner Mutterzelle nur mehr von wasserheller Substanz umgeben ist. Besagter Körper ist als Spore oder Dauerspore zu bezeichnen.

In einer Einzelzelle entsteht, soweit sich nach der grossen Mehrzahl der Beobachtungen mit Sicherheit sagen lässt, jedesmal eine Spore. Die seltene Ausnahme hiervon, welche zudem für der Regel nach auch einsporige Formen angegeben ist, dass nämlich zwei Sporen in einer Einzelzelle gebildet werden,[1]) kann in einem Uebersehen der Scheidewand zwischen zwei sporenbildenden Zellen ihren Grund haben. Die sporenbildende Zelle ist von der vegetirenden der gleichen Species resp. Form je nach Einzelspecies entweder nicht verschieden oder durch etwas grössere Dicke und durch Gestaltung ausgezeichnet; letzteres häufig derart, dass sie an einem Ende eine spindel- oder kolbenförmige Anschwellung erhält, in welcher dann die Spore gebildet wird. In letzterem Falle ist die Länge der fertigen Spore meist viel kleiner als die der Mutterzelle; jene liegt nach ihrer Bildung als glänzender Körper in der Anschwellung und an dieser hängt der anscheinend leere Theil der Mutterzelle, eventuell auch noch sterile, cylindrische Schwestern dieser als mehr oder minder langer Fortsatz. Solche Erscheinungen mit einseitig terminaler sporenführender Anschwellung sind die »Köpfchenbacterien« der älteren Beschreibungen. — Bei anderen Arten ist die Volumdifferenz zwischen Spore und Muttermembran geringer — jedoch wohl niemals in dem Grade, dass letztere von der Spore ganz ausgefüllt würde. Bei den vor der Sporenbildung Granulosereaction zeigenden Spirillum amyliferum und Bacillus (Clostridium) butyricus ist der Ort wo die relativ kleine Spore beginnt und ausgebildet wird ein granulosefreier terminaler Ausschnitt der Mutterzelle (van Tieghem).

Die Bewegung der locomobilen Formen kann während der Sporenentwickelung fortdauern. Mit der Reifung der Spore hört sie auf und nachdem die Reife eingetreten wird in allen Fällen die Membran der Mutterzelle früher oder später aufgelöst und die Spore hierdurch frei.

Bei den meisten untersuchten Formen coincidirt die Sporenbildung mit dem Zeitpunkt wo das Substrat an Nährstoffen erschöpft oder aus anderen Gründen (wie Ansammlung von Gährproducten) für die Vegetation der Species ungeeignet geworden ist. Doch kann man die Qualität des Substrats nicht als allgemein maassgebende Ursache hinstellen. Wie schon aus Prazmowski's Darstellung hervorgeht dauert bei Bacillus butyricus die vegetative Vermehrung energisch fort, während ein Theil der Zellen Sporen anlegt und zur Reife bringt.

In einer sauberen Cultur erstreckt sich die Sporenbildung, wenn einmal begonnen, meist über die Mehrzahl der Einzelzellen und Specialverbände.

---

1) Prazmowski, l. c. E. Kern, Ueber ein Milchferment etc. Bot. Zeitg. 1882, 264. Bull. Soc. Hist. nat. Moscou, 1882.

Eine Anzahl dieser bleibt wohl immer davon ausgenommen, ohne dass für deren Vertheilung irgend eine bestimmte Regel erkennbar wäre. Diese steril bleibenden Theile sieht man zerfallen und zu Grunde gehen, wenn nicht für rechtzeitige neue Nährstoffzufuhr gesorgt wird. Geschieht letzteres, so können sie zu vegetiren fortfahren. Reichliche, sich selbst überlassene saubere Culturen liefern hiernach oft ungeheure Mengen reifer Sporen.

Die reife Spore ist von runder bis ellipsoidisch- oder cylindrisch-länglicher Gestalt, je nach Einzelfall. Sie hat das oben angegebene Aussehen eines stark lichtbrechenden meist farblosen (röthlichen bei Bacillus erythrosporus Cohn) Korns mit dunkel und scharf gezeichnetem Umriss, oder das eines Fetttröpfchens. Reagentien erweisen jedoch, dass die Ähnlichkeit mit letzterem eine ganz oberflächliche ist. Sie besteht aus einem für die gegenwärtigen Untersuchungsmittel völlig homogenen stark lichtbrechenden Protoplasmakörper; dieser wird — wie sich bei der Keimung zeigt — dicht umgeben von einer dünnen aber festen, oft anscheinend spröden Membran; und rings um diese erkennt man wiederum oft eine blasse, schwach lichtbrechende und schwach contourirte Hülle von augenscheinlich gelatinöser Consistenz und nicht genau definirbarer stofflicher Beschaffenheit, welche die Spore als zarter Hof umgiebt und in manchen Fällen ausserdem an einem oder an beiden Enden derselben zu einem schweifartigen Fortsätzchen ausgezogen zu sein scheint. Diese Erscheinungen sind wohl zuerst von Pasteur[1]) beschrieben worden, allerdings ohne klare Erkennung ihrer Bedeutung.

Als Sporen legitimiren sich die beschriebenen Körper durch ihre Keimung. Sie sind dieser fähig sobald sie auf Kosten ihrer Mutterzelle die beschriebene Ausbildung erlangt haben, und behalten die Keimfähigkeit lange und mit merkwürdiger Resistenz gegen Austrocknung, extreme Temperaturen etc. Vgl. § 134.

Die Keimung tritt ein sobald die Spore in die zur Ernährung und Vegetation der Species geeigneten Bedingungen, also geeignete Nährlösung bei günstiger Temperatur gebracht wird. Sie vollendet sich unter den günstigen Bedingungen in wenigen Stunden, und besteht, in der Hauptsache, darin, dass die Spore wiederum heranwächst zu einer Zelle welche alle Erscheinungen der Gestaltung und Vegetation ihrer mütterlichen Vorfahren annimmt. Dies beginnt damit, dass die Spore an Volum etwas zunimmt und, die starke Lichtbrechung verlierend, das blasstrübe Ansehen einer lebhaft vegetirenden Bacteriumzelle erhält. Folgt dann Streckung zu der für die Species characteristischen Gestalt und sofort der vegetativen gleiche Theilung; gleichzeitig eventuell der Beginn der Locomotion. Hat die Streckung ein bestimmtes kurzes, übrigens individuell verschiedenes Maass erreicht, so sieht man in vielen Fällen eine meist regelmässig in zwei gleichgrosse Klappen aufgerissene Membran sich allmählich von der wachsenden Zelle abheben — augenscheinlich abgehoben werden durch die vorhin erwähnte hyaline gallertige Aussenschicht der Membran der wachsenden Zelle. Die Membranklappen sind meist blass und zart; bei B. subtilis haben sie aber fast die gleiche starke Lichtbrechung wie die

1) Études sur la maladie des vers à soie, I, 228.

ganze reife Spore, so dass wahrscheinlich wird, dass diese ihr characteristisches Aussehen der beim Keimen abgestreiften Membran verdankt. Allmählich verschwinden dann die abgehobenen Membranstücke selbst in der umgebenden Flüssigkeit. Der Riss welcher die Membran sprengt, hat, bei Sporen welche in der Richtung der Längsachse ihrer Mutterzelle gestreckt sind entweder diese selbe Richtung, oder er ist zu dieser quer gestellt. Dies ist nach Species verschieden; der Länge nach reissen z. B. auf die Membranen von Bacillus butyricus (Prazmowski) und andere Arten; der Quere nach die von Bacillus subtilis.

Die beschriebene Abhebung der Membran bei der Keimung kann übrigens unterbleiben indem dieselbe augenscheinlich verquillt und unkenntlich wird. Ich fand dieses öfters bei Bac. Megaterium und Buchner[1]) bei dem Milzbrand-Bacillus.

Die Richtung des Längswachsthums, welche die aus der Spore erwachsende erste vegetative Zelle ihrerseits zur Längsachse der Spore resp. deren Mutterzelle einschlägt ist in den beobachteten Fällen immer die gleiche, welche letztere innegehabt hatte, gleichviel ob die Membran längsspaltig oder querspaltig aufreisst oder verquillt. Dies gilt auch wie unten noch ausführlicher zu beschreiben ist, für den Bacillus subtilis, wo, wie Brefeld und Prazmowski beschrieben haben, die erste Zelle gewöhnlich rechtwinklig zur Längsachse der Spore quer aus der einseitig aufgerissenen Membran dieser hervortritt.

Der beschriebene Entwickelungsgang ist für viele chlorophyllfreie Arten zumal durch Brefeld, van Tieghem[2]) Prazmowski untersucht. Er kommt auch den oben erwähnten chlorophyllführenden Formen van Tieghems zu. Das Chlorophyll verschwindet hier bei der Sporenbildung um bei der Keimung wieder aufzutreten. In wieweit das Bacterium der blauen Milch hierher gehört bleibt nach Neelsens Beschreibung[3]) unsicher und noch näher zu untersuchen.

So einfach alle diese Erscheinungen auch sind, und so sehr sie im Wesentlichen gleichförmig bei allen Species verlaufen, so dürfte es doch nicht ganz überflüssig sein, an einigen Beispielen noch etwas näher zu betrachten, wie die Dinge um welche es sich hier handelt aussehen und wie sich die Speciesdifferenzen gestalten.

Bacillus Megaterium — man gestatte die Einführung dieses im Laboratorium seit lange eingebürgerten Namens für die stattliche Species — sei als eine besonders instructive Form vorangestellt. Vgl. Fig. 194.

Sie kam zuerst zur Beobachtung an gekochten, zur Cultur von Myxomyceten und Schimmelformen dienenden Kohlblättern und von da in Reinculturen, in 7—10 procentiger, mit wenig Fleischextract versetzter Lösung von Traubenzucker in Wasser oder Gelatine, auch reiner, 2—3procentiger Fleischextractlösung. Die Gelatine wird von dem Bacillus verflüssigt. Die zu be-

1) Nägeli p. 272.
2) Vgl. van Tieghem, Bull. Soc. bot. T. 26 (1879) p. 141.
3) Cohn's Beitr. III, Heft 2.

schreibenden Culturen sind meist ausgeführt bei sommerlicher, nahe um 20° C. schwankender Zimmertemperatur.

Die Species bildet Stäbchen von etwa 2,5 μ Dicke und cylindrischer Form, mit abgerundeten Enden. In frischer Nährlösung (am besten aus Sporen erzogen) ohne störende Mitbewerber lebhaft wachsend, werden dieselben gewöhnlich etwa 4—6 mal so lang als breit, dann trennen sie sich der Quere nach in zwei Hälften oder auch minder gleichgrosse Stücke, welche wiederum zu der genannten Stäbchengrösse heranwachsen u. s. f. (Fig. 194 *a*, *b*). Das einzelne Stäbchen, in Nährlösung schwimmend, erscheint in diesen Zuständen auch bei starken Vergrösserungen meist ungegliedert, erfüllt von homogenem schwach lichtbrechendem Protoplasma in welchem nur hier und da ein einzelnes distinctes Körnchen unterscheidbar ist. Die Anwendung wasserentziehender und färbender Reagentien (z. B. Alkohol, Jodtinctur) zeigt jedoch, dass auch in diesen Zuständen die Stäbchen aus kurzen Gliedern bestehen, welche bis zweimal so lang als breit, oder wenig länger werden und sich dann wieder mit einer Querwand in 2 Glieder theilen (*p*). Die jungen Querwände sind sehr zart, treten jedoch in dem wasserentziehenden Reagens sammt der Seitenwand scharf hervor gegen den schrumpfenden Protoplasmakörper. Ältere Querwände quellen an dem lebenden Individuum zu grösserer Dicke auf und nehmen dabei weich gelatinöse Consistenz an: daher die ersterwähnte Quertrennung der längern Stäbchen, deren Stücke dann je nach dem Verhältniss zwischen der Cohäsion der Gallerte und den von aussen auf Trennung hinwirkenden Kräften locker verbunden bleiben oder gänzlich von einander abgelöst werden.

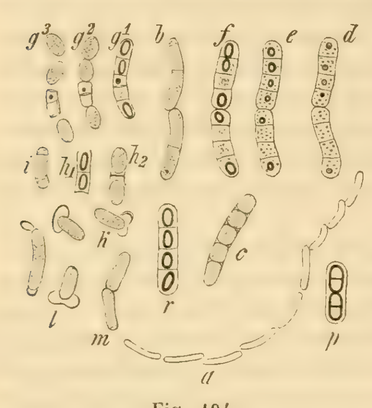


Fig. 194.

Die Stäbchen sind gewöhnlich nicht ganz gerade, sondern leicht bogig ge-

Fig. 194. Bacillus Megaterium. *a* Umriss einer lebhaft vegetirenden und beweglichen Stäbchenkette, 250mal vergr. Die übrigen Figuren nach 600facher Vergrösserung. *b* lebhaft vegetirendes bewegliches Stäbchenpaar, *p* ein vierzelliges Stäbchen dieses Zustandes nach Einwirkung alkoholischer Jodlösung. *c* fünfzelliges Stäbchen, in der ersten Vorbereitung zur Sporenbildung. *d*—*f* successive Zustände eines sporenbildenden Stäbchenpaares, *d* um 2 Uhr Nachmittags, *e* etwa 1 Stunde später, *f* eine Stunde später als *e*. Die in *f* angelegten Sporen sind gegen Abend reif; andere wurden nicht gebildet, die in der drittobern Zelle von *d* und *e* anscheinend angelegte verschwand vielmehr; die in *f* nicht sporenführenden Zellen waren um 9 Uhr Abends abgestorben. — *r* Viergliedriges Stäbchen mit reifen Sporen. — g^1 fünfgliedriges Stäbchen mit 3 reifen Sporen, nach mehrtägiger Eintrocknung in Nährlösung gebracht. 12 Uhr 30 Mittags. g^2 dasselbe Exemplar um 1 Uhr 30, g^3 dasselbe um 4 Uhr. — h_1 zwei eingetrocknete und dann in Nährlösung gebrachte Sporen mit ihren Mutterzellmembranen, um 11 Uhr 45. h_2 dieselben um 12 Uhr 30. *i*, *k*, *l* spätere, im Texte erklärte Keimungsstadien. *m* Ein in Quertrennung begriffenes Stäbchen, aus einer vor 8 Stunden in Nährflüssigkeit gebrachten Spore erwachsen.

krümmt. Die Krümung schien mir öfters an demselben Individuum wechselnd nach verschiedenen Seiten zu gehen, doch konnte hierüber wegen der nachher zu beschreibenden Bewegungen keine Sicherheit erlangt werden. Wenn zwei Schwesterstäbchen beginnen sich von einander quer abzutrennen, so tritt an den beiderseitigen Enden wo dieses erfolgt, die Krümmung meist etwas stärker hervor und diese Enden schieben sich, unter entsprechender leichter Abschrägung eine kurze Strecke aneinander her, oder das eine schiebt sich am andern seitwärts vorbei wie der kurz bleibende Anfang eines sogenannten falschen Zweiges von Scytonema und ähnlichen Nostocaceen (*b*, *m*). In diesen Gestaltungen können sich die Stäbchen entweder in rascher Folge von einander trennen, oder sie bleiben mit den Enden — immer locker — vereinigt zu Ketten von wechselnder, selten beträchtlicher, d. h. die Zahl 10 z. B. überschreitender Gliederzahl (*a*). Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, ist eine solche Kette niemals ganz gerade; ihre Gesammtform, in Ruhelage gedacht, ist nach Einzelfällen wechselnd und wenig regelmässig undulirt und an den Gliedergrenzen geknickt, oft in scharfen, selbst spitzen Winkeln; niemals auch nur einigermaassen regelmässig schraubig. Zu jener Ruhelage kommt es aber in dem in Rede stehenden Entwicklungszustande nicht. Vielmehr befinden sich die Stäbchen in steter, wenn auch relativ langsamer Bewegung. Ein einzelnes Stäbchen rotirt erstens um seine Längsachse; zweitens schwingt zugleich eines seiner Enden oder beide in einer ohngefähr kreisförmigen Bahn, derart, dass in dem ersten Falle die Aussenfläche des Stäbchens sich in dem Mantel eines Kegels bewegt, dessen Spitze von dem anderen Ende gebildet wird; in dem zweiten Falle in dem Mantel zweier, mitten im Stäbchen mit ihren Spitzen (sanduhrartig) zusammenstossender Kegel. Drittes findet ein Fortrücken des Stäbchens in der Flüssigkeit statt, nach wechselnden, nicht näher bestimmten Richtungen. Sind die Stäbchen wie beschrieben, kettenweise vereinigt, so geschieht das Fortrücken aller Glieder in der gleichen Richtung, an jedem Einzelstäbchen aber tritt das Bestreben nach der vorhin beschriebenen Rotation und Schwingung hervor. Letztere werden in dem Maasse gestört oder gehindert, als sie in der Cohäsion der gelatinösen Bindesubstanz und der Masse und der Bewegung der aneinanderhängenden Glieder Widerstände finden. Mehrgliedrige Ketten zeigen daher ein Fortrücken in unregelmässig wechselnden Richtungen und unter nicht minder unregelmässig wechselnden Undulationen und Hin- und Herknickungen an den Gliedergrenzen. Schwingende Cilien oder »Geisseln« haben sich bei dieser Species auf keine Weise auffinden lassen.

Wenn eine saubere, aus minimaler Aussaat erzogene Objectträgercultur etwa 24—48 Stunden alt geworden ist, so hat sich der Bacillus in dem Grade vermehrt, dass er die Anfangs fürs blosse Auge klar durchsichtige Nährflüssigkeit milchig trübt, in letzterer ziemlich gleichmässig vertheilt oder theilweise zu Boden sinkend. Die Stäbchen trennen sich jetzt grösstentheils, doch nicht alle, von einander, jedes einzelne besteht aus ohngefähr 4—6 isodiametrischen Zellen. Die Querwände durch welche diese von einander getrennt werden, treten, wenn auch stets in zarter Zeichnung, allmählich deutlich hervor. Das Protoplasma erfüllt den Zellraum minder gleichförmig,

es erscheint um einen hellern Mittelraum wandständig und von zahlreichen, zum Theil stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzt (*c*, *d* Fig. 194). In diesem Zustande sind die Zellen am Ende der Volumzunahme und Theilung angelangt und in die Vorbereitung zur Sporenbildung eingetreten. Der Beginn der letztern in einer Zelle wird angezeigt dadurch, dass, meist dicht an einer Endfläche, in dem Protoplasma ein kleiner, rundlicher stark lichtbrechender Körper auftritt. Es sieht, um das Wenige was man erkennen kann rein anschaulich zu beschreiben, zuerst aus, als ob eines der erwähnten stark lichtbrechenden Körnchen im Protoplasma etwas grösser geworden wäre. Besagter Körper nimmt nun zusehends an Volumen zu, während die ihn umgebende Protoplasmamasse successive schwindet (*d*, *e*, *f*). Nach wenigen Stunden ist er herangewachsen zu einem länglich cylindrischen Körper der sich durch sein späteres Verhalten als Spore erweist. Diese ist wenig kürzer als die sie erzeugende Zelle aber um ein Drittel bis die Hälfte schmäler. Sie hat scharfen Umriss und ist im übrigen anscheinend völlig homogen, sehr stark lichtbrechend, von bläulichem Glanze. Dieses Aussehen kommt ihr schon lange bevor sie die definitive Grösse erreicht hat zu. Während ihres Wachsthums wird das sie umgebende Protoplasma stetig heller, durchsichtiger; die erwachsene Spore steht, gerade oder schräg aufrecht, nur mehr von wasserheller Substanz umgeben innerhalb der Membran der Mutterzelle, welche zunächst persistirt, bei längerem Aufenthalt in der Flüssigkeit aber völlig verschwindet, so dass die Spore frei wird. Mehr als eine Spore wird in einer Stäbchenzelle nicht gebildet. In einem Stäbchen beginnt die Sporenbildung auffallend oft, wenn auch wohl nicht immer, in den Endzellen, sie schreitet dann aber rasch auf benachbarte, nicht terminale fort. Oft findet sie in allen Zellen eines Stäbchens, in reinen guten Culturen mindestens in der Mehrheit derselben statt; oft bleiben auch einzelne Zellen von ihr ausgenommen; manchmal sieht man sie in einer Zelle beginnen, ohne aber zur vollen Ausbildung zu gelangen. In allen diesen Fällen sterben die nicht zur Sporenausbildung gelangenden Zellen ab, es sei denn, dass rechtzeitig neue Nährlösung zugeführt wird und einzelne wieder zu vegetativer Entwicklung anregt.

Die Bewegung der Stäbchen wird mit beginnender Sporenbildung vielleicht verlangsamt, hört aber zunächst nicht auf — eine für die Verfolgung des Bildungsprocesses höchst unbequeme Erscheinung. Erst wenn alle Zellen eines Stäbchens Sporen gebildet haben, resp. die hiervon ausgeschlossenen todt sind, tritt Bewegungslosigkeit ein.

Die Keimung der Sporen (Fig. 194 *g*—*m*) wurde beobachtet an Material, welches nach der Reife, wenigstens 24 Stunden lang eingetrocknet war. Bringt man solches in frische Nährlösung, so wachsen einestheils diejenigen Zellen, welche keine Sporen gebildet hatten, nicht mehr, sondern zerfallen nach und nach. Die Membranen der sporenbildenden waren theils schon vor dem Eintrocknen aufgelöst, anderentheils sind sie um die reife Spore noch erhalten. In letzterem Falle sieht man sie jetzt allmählich verquellen, so dass die Sporen aus dem bisherigen Stäbchenverbande treten. Gleichzeitig verschwindet der dunkele Umriss und die starke Lichtbrechung der Spore selbst; sie nimmt das homogen blasse Aussehen eines lebhaft vegetirenden Stäbchens

an, höchstens, besonders über den Enden, noch etwas schärfer gezeichneten Umriss behaltend. In dieser Beschaffenheit nimmt sie während mehrerer (in den beobachteten Culturen 8—12) Stunden langsam an Volumen zu, bis sie, ohne die Gesammtform wesentlich zu verändern, die normale Stäbchenbreite erreicht hat. Ist dieses geschehen dann hebt sich in vielen Fällen mit einem Male eine quer oder schräg zweiklappig aufgerissene zarte Membran von der Oberfläche ab, und aus dieser gleitet die zart umschriebene Zelle hervor, in der Breite, Gestalt und Structur eines kurzen Stäbchens, in der bisherigen Längsrichtung nunmehr rasch weiterwachsend und die oben beschriebene lebhafte Stäbchenvegetation beginnend.

Die Abhebung der quergeöffneten Membran ist die beste, die einzig sichere Demonstration dafür, dass die Spore wirklich von einer besonderen Membran umgeben wird. Sie ist besonders bei Culturen in ganz flachen Flüssigkeitströpfchen sehr schön zu beobachten. Manchmal reisst die Membran der Quere nach völlig durch in zwei Hälften, welche den Enden des sich streckenden Stäbchens zunächst als Kappen aufsitzen und erst später abgestreift werden. In grössern Flüssigkeitsmengen konnte ich die Abstreifung öfters nicht finden. Den Enden der wachsenden Spore schien hier je eine, durch den erwähnten schärfer gezeichneten Umriss angedeutete Kappe aufzusitzen, welche allmählich unkenntlich wurde; es scheint daher, als ob in solchen Fällen die quergerissene Membran, ohne im Zusammenhang abgestreift zu werden, durch Verquellung oder Lösung verschwinde. Der ausgeschlüpften Stäbchenzelle haftet die quergeöffnete Membran oft in der Richtung an, dass sich die beiderseitigen Längsdurchmesser kreuzen. Es kann daher den Anschein haben als sei das Längswachsthum bei der Keimung rechtwinklig zu dem Längsdurchmesser der Spore resp. des Mutterstäbchens erfolgt. Thatsächlich ist dieses nicht der Fall.

Die in Rede stehende Species kommt noch in einer anderen Form vor, nämlich langen krummen Ketten, an welchen eine Gliederung in die glatten cylindrischen Stäbchen nicht oder nur undeutlich hervortritt, die einzelnen isodiametrischen Zellen dagegen scharf abgegrenzt, oft leicht bauchig angeschwollen, an den Orten starker Krümmung oft selber gekrümmt sind. Solche torulöse Ketten oder, nach der oben angegebenen Wuchsterminologie reihenweise gruppirte Kokken, entwickelten sich meist sehr reichlich, zu dicken Convoluten locker durcheinander geschlungen, manchmal streckenweise in ihre einzelnen Glieder zerfallend. Ihre Bewegung war sehr schwach oder Null. Sporenbildung trat nicht oder kaum ein. Ich beobachtete diese Form fast immer wenn die Culturen durch andere, kleine Bacterienformen stark verunreinigt waren, die in Rede stehende Species jedoch die Oberhand behielt. In wieweit hierdurch die Ursache ihres Auftretens bezeichnet ist, mag dahingestellt bleiben; jedenfalls aber kann die torulöse Kettenform durch reinere Cultur wieder in jene der glatten Stäbchen übergeführt werden. —

Die Zellen des Milzbrand-Bacillus, B. Anthracis Cohn (Fig. 195 *A*) sind in kräftig wachsenden Culturen und im Blute der von ihm befallenen Thiere gegen 1 μ dick und werden etwa 3—4 mal so lang. Im Blute sind sie zu geraden, verschieden langen Stäbchen verbunden; bei Cultur in geeignetem

todtem Substrat zu langen sehr vielgliedrigen Fäden, welche vielfach gewunden oder scharfwincklig geknickt und dabei oft in grosser Zahl zu Bündeln oder Garben vereinigt und umeinander gedreht sein können. Diese bilden in grösseren Flüssigkeitsmengen einen flockigen Bodensatz. Die Sporenbildung erfolgt in den Fadenverbänden ganz nach dem Modus der vorhin beschriebenen Art. Die reifen Sporen sind so breit wie ihre Mutterzellen, aber viel kürzer, von rundlich ellipsoidischer Gesammtform; sie werden meist bald nach der Reife durch Desorganisirung der Mutterzellmembranen ganz frei. Beim Keimen verhalten sie sich wie die vorhin beschriebenen, mit der Einschränkung, dass Abstreifung einer leeren Membran nicht beobachtet ist; höchstens sah ich jene Kappenzeichnung auf den Enden, wie in Fig. 194 *i*; manchmal schien auch ein zartes Käppchen sich schliesslich abzuheben.

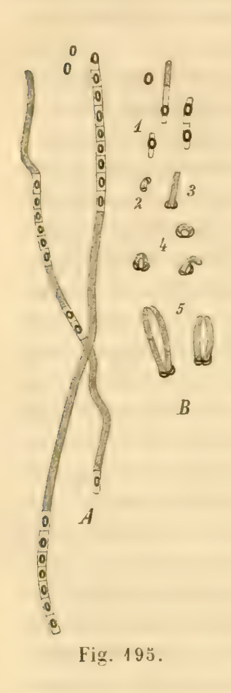


Fig. 195.

In manchen Culturen (Peptonlösungen) sah ich die Fäden des Milzbrandbacillus in grosser Ausdehnung zerfallen in runde, zu traubigen oder klumpigen Gruppen sich anhäufende Glieder, also Kokken. Dieselben erwiesen sich mit zweifelhaften Ausnahmen als todt. Bei Uebertragung in frische gute Nährlösung wuchsen sie nicht und gingen allmählich zu Grunde, während aus einigen wenigen Anfängen eine neue üppige Fadengeneration erwuchs: — ob diese Anfänge aber aus lebendig gebliebenen Kokkenzellen oder aber aus einzelnen vorhandenen Sporen ihren Ursprung genommen hatten, konnte nicht entschieden werden.

Nach den Angaben der Pathologen[1]), welche wohl noch näher morphologisch zu prüfen sind, scheint aber der den Thieren eingeimpfte Milzbrandbacillus während seiner ersten Wachsthumsstadien im Thierkörper, und während der ersten, schon durch Fiebertemperatur angezeigten Krankheitsstadien dieses, auch in der Form isolirter runder Zellchen oder Kokken zu vegetiren und erst später zur Form der gestreckten Stäbchen heranzuwachsen, welche in dem letzten Stadium der Krankheit die Blutbahnen erfüllen. Bei Versuchen an Meerschweinchen fand ich diese Angabe

Fig. 195. Nach 600facher Vergr. gezeichnet. *A* Bacillus Anthracis. Zwei, theilweise in vorgeschrittener Sporenbildung stehende Fäden, oben zwei reife frei gewordene Sporen. Aus einer Objectträgercultur in Fleischextractlösung. Die Sporen sind bei der Ausführung etwas zu schmal geworden; sie füllen die Mutterzelle der Quere nach nahezu vollständig aus. *B* Bacillus subtilis. *1* Fadenfragmente mit reifen Sporen. 2 Beginn der Sporenkeimung; Aussenwand quer aufgerissen. 3. Junges Stäbchen in der gewöhnlichen Querstellung aus der Sporenwand hervorsehend. 4. Keimstäbchen in Hufeisenkrümmung eingeklemmt, das eine später mit einem Ende befreit. 5. Mit beiden Enden eingeklemmt gebliebene und schon stark herangewachsene Keimstäbchen.

1) Vgl. Roloff, in Archiv f. Thierheilkunde, Bd. IX, Heft 6 (1883) p. 459.

nicht bestätigt, sondern 20 Stunden nach Impfung von Sporen in die Haut reichliche Stäbchenvegetation in den Blutgefässen bei der Impfstelle.

Locomotorische Eigenbewegung zeigt der Milzbrandbacillus in keinem Entwickelungsstadium, wenn man absieht von kleinen Schwankungen zweifelhafter Ursache, die während der ersten Keimungsstadien öfters beobachtet werden.

Bacillus subtilis (Fig. 195 *B*), nach seiner gewöhnlichen Gewinnung aus Heuinfus als der Heubacillus bekannt, ist in dem Stadium der Sporenbildung dem B. Anthracis sehr ähnlich, seine Fäden jedoch durchschnittlich schmäler, und bei Cultur in grösseren Flüssigkeitsmengen dicht vereinigt zu einer weich gelatinösen Haut, welche die Oberfläche der Flüssigkeit bedeckt und an ihrer eigenen Oberfläche unbenetzt ist. Bei sehr kräftigem Wachsthum des Bacillus in relativ engem Gefäss erhält die Haut, in Folge der Beengung ihres Flächenwachsthums durch die Gefässwand, runzelig faltige Oberfläche.

Die Sporenbildung ist jener des B. Anthracis durchaus ähnlich; die reife Spore wird sammt der sie umgebenden Zone ihrer Mutterzelle oft etwas breiter als diese ursprünglich war.

Wie eine vortrefffiche Untersuchung Brefeld's gezeigt hat, reisst bei der Keimung, nach der ersten Anschwellung, die hier relativ derbe, stark lichtbrechend bleibende Aussenwand der Spore mitten quer in zwei Klappen auf, welche jedoch an einer Seite fest vereinigt bleiben. Der von zarter Membran umgebene Protoplasmakörper streckt sich in der Richtung der Sporenlängsachse und der mit dieser zusammenfallenden Längsachse der Mutterzelle und macht dabei gewöhnlich eine Schwenkung um 90°, so dass er mit dem einen Ende aus der Oeffnung der Sporenaussenwand hervortritt mit dem andern in diese eingeklemmt bleibt. Er wächst dann zum Stäbchen heran. Nach diesen Erscheinungen sieht es aus, als ob hier die Richtung des Längswachsthums bei der Keimung rechtwinklig zu jener des Mutterfadens stehe, was thatsächlich nicht der Fall ist. — Die einerseits geöffnete Sporenwand ist augenscheinlich sehr elastisch; sie leistet dem sich streckenden Stäbchen bei seiner Schwenkung erheblichen Widerstand, derart, dass dasselbe, mit beiden Enden eingeklemmt, erst eine Krümmung erhält bevor es sein eines Ende befreit. Manchmal geht der Widerstand so weit, dass beide Enden eingeklemmt bleiben; das sich streckende Stäbchen erhält dann die Form eines Hufeisens, dessen Schenkel beträchtlich lang werden können. Im übrigen entspricht sein Wachsthum vollständig dem gewöhnlichen mit der Schwenkung beginnenden und wenn später die Zergliederung in Theilstäbchen eingetreten ist, sieht man oft zwei, den beiden Schenkeln des Hufeisens entsprechende getrennte Stäbchen nebeneinander aus der geöffneten Sporenwand hervorstehen (Fig. 195 *B*, 4, 5).

Die aus der Keimung hervorgehenden Zellen wachsen und theilen sich durch Querwände; die Wachsthumsproducte bleiben aber nicht im festen Fadenverband, sondern trennen sich successsive in Stäbchen, welche aus wenigen, oft nur aus einer cylindrischen Zelle bestehen, die ihrerseits etwa 4—5 mal so lang als breit werden mag. Diese Stäbchen zeigen während ihrer, bei guter Ernährung sehr schnellen und ausgiebigen Vermehrung in Flüssigkeiten eine lebhafte Schwärmbewegung in der oben beschriebenen Form. Von dem

Vorhandensein von Cilien oder Geisseln in diesem Schwärmstadium konnte ich mich auch bei B. subtilis nicht überzeugen. Während des Schwärmstadiums vertheilen sich die Stäbchen durch die Flüssigkeit und trüben diese. Das letzte Vegetationsstadium wird durch Eintritt in Ruhezustand angezeigt, in welchem die ausgiebig weiter wachsenden Zellen zu den Fäden und diese zu den Häuten vereinigt bleiben und schliesslich wiederum die Sporenbildung erfolgt.

b. Arthrospore Bacterien.

§ 131. In dem Species-Entwickelungsgange dieser Gruppe können sich einzelne Glieder einfach aus den Verbänden lostrennen und unter geeigneten Bedingungen die Initialen neuer Verbände werden, haben daher auf den Namen Sporen Anspruch. Im übrigen findet zwischen ihnen und den vegetativen Gliedern ein allgemein characteristischer Unterschied nicht statt.

Im Zusammenhang mit der Thatsache, dass die hierher gehörigen Arten theils weniger untereinander conform sind als die endosporen, theils die einzelnen eine grössere Mannichfaltigkeit der Wuchsformen besitzen, ist die Bildung der Zellen welche als Sporen bezeichnet werden können nach den Arten im Einzelnen sehr ungleich.

Die in diese Gruppe gehörenden, durchweg noch strenger morphologischer Untersuchung bedürftigen Formen, welche in der vegetativen Gestalt Bacillus gleichen und von den Autoren meist als Bacterium-Species beschrieben werden, sind es, welche ich unter dem Eingangs (S. 490) genannten Namen Arthrobacterium begreife. Die anderen Genera sind durch andere Gestaltung ausgezeichnet.

Leuconostoc mesenterioides, der »Froschlaich« der Zuckerfabriken besteht im vegetirenden Zustande aus gekrümmten, rosenkranzförmigen Reihen runder Zellchen, umgeben von festen Gallertscheiden die in grosser Zahl zu stattlichen compacten Gallertmassen (also »Zooglöen«) vereinigt sind. Zu Ende der Vegetation, bei Erschöpfung des Nährsubstrats geht ein grosser Theil der Zellen zu Grunde. Einzelne regellos vertheilte Glieder der Reihen werden etwas grösser, derbwandiger, mit anscheinend dichterem, stärker lichtbrechendem Inhalt erfüllt. Mit der schliesslich eintretenden Auflösung der Gallerte werden sie frei, um in frischer Nährlösung zu neuen, den mütterlichen gleichen Rosenkranzreihen heranzuwachsen.

Arthrobacterium (Bacterium) Zopfii hat Kurth eine ursprünglich im Darm von Hühnern gefundene Art genannt, welche in frischem Nährsubstrat zuerst in Stäbchenform vegetirt. In festem Substrat (Gelatine mit Fleischextract) bleiben die Stäbchen zu langen Fäden verbunden, welche oft intercalar spiralige Aufrollungen und Verknäuelungen erhalten; in flüssigem Substrat tritt nur bei hohen Temperaturen die Bildung kurzer, ruhender Fäden ein, bei 20° Trennung und Schwärmen der Stäbchen. Mit Erschöpfung des Nährsubstrats zerfallen die Fäden und Stäbchen in isodiametrische Glieder — Kokken — die sich als solche dann nicht mehr theilen, gegen ungünstige äussere Agentien

resistent sind, und bei frischer Nahrungszufuhr wiederum zum Stäbchen resp. Fäden heranwachsen. Sie können also Sporen genannt werden.

Aehnlich ist der für das in Schlammwasser vegetirende Arthrobacterium (Bacterium) merismopoedioides von Zopf beschriebene Entwickelungsgang; aber dadurch verschieden und complicirter, dass die aus dem Zerfall der Stäbchen hervorgehenden isodiametrischen Kokken nicht in Ruhestand übergehen, sondern, nach schwärmender Bewegung an der Wasserfläche bewegungslos geworden, sich erst nach einer, dann nach zwei abwechselnd rechtwinklig gekreuzten Richtungen theilen und den Theilungen entsprechend zu gelatinösen flachen tafelförmigen Ausbreitungen gruppiren. In frischem Schlammwasser vermag dann der Kokkus nach vorübergehendem Schwärmzustand, wieder zum Stäbchen, resp. Faden heranzuwachsen.

Hiermit zwar wiederum nahe vergleichbar, aber durch grössere Mannichfaltigkeit der Wuchsformen complicirter ist, soweit bekannt, der Entwickelungsgang von Crenothrix, Cladothrix, Beggiatoa. Die Uebereinstimmung besteht in der reichlichen gleichförmigen Vermehrung der wechselnd zu Zooglöen verbundenen und freien, auch schwärmenden Kokkus-Form, welche aus Fäden oder Stäbchen hervorgeht und wiederum zu solchen auswachsen kann. Die grössere Complication des Formenkreises kommt dadurch zu Stande, dass die Fadenstücke und Stäbchen auch die Form beweglicher Spirillen annehmen und sich in dieser reichlich vermehren können. Dass aus dieser wiederum die geraden Formen hervorgehen, ist, soviel ich finden kann noch nicht beobachtet.

Zur Veranschaulichung sei aus den Darstellungen Zopfs Nachstehendes in möglichster Kürze wiedergegeben.

Crenothrix Kühniana (Fig. 196) ist ein in Wasser welches an organischen Stoffen einigermaassen reich ist häufiger, manchmal in schädlicher Massenhaftigkeit auftretender Schizomycet. Seine Kokken (*a*) sind kugelig, 1—6 μ gross. Sie vermehren sich durch successive Zweitheilung und sind dabei vereinigt zu Zooglöen (*f*, *g*), die von mikroskopischer Kleinheit bis zur Grösse von über 1 Cm heranwachsen, und sich in den Gewässern zu fusstiefen Schlammmassen ansammeln können. Anfangs farblos, kann die Gallerte durch Einlagerung von Eisenoxydhydrat ziegelrothe bis braunschwarze Farbe annehmen. In Sumpfwasser cultivirt wachsen die Kokken zu Stäbchen, resp. Fäden aus (*h*), welche ungleiche Dicke und mit gewissem Alter eine continuïrliche feste aber dünne Gallertscheide erhalten, mit den gleichen Eiseneinlagerungen wie die Gallerte der Zooglöen. Innerhalb der Scheide gehen die stäbchenförmigen Einzelzellen durch fortgesetzte quere Zweitheilung in die Form etwa isodiametrischer Glieder über, die sich abrunden. An den dickeren Fäden erhalten die Glieder der Reihe oft flach scheibenförmige Gestalt und theilen sich dann, durch Wände welche in der Längsrichtung des Fadens stehen, in 2 bis 4 kleine Zellen. Sowohl diese letzteren, als die gerundeten Glieder der dünneren Fäden werden schliesslich aus der Scheide befreit, als Kokken; theils durch Verquellung jener in ihrer ganzen Länge, theils durch Oeffnung der Scheide an ihrer Spitze (*r*). In letzterem Falle gleiten die Kokken theils selbständig aus der Oeffnung hervor, theils werden sie passiv hinausgeschoben durch das

Längswachsthum der anderen noch in der Scheide steckenden Theile. Die Kokken können, relativ selten, in den beweglichen Zustand übergehen und aus diesem wieder in den der ruhenden Zooglöen. Sie sind es, welche in der beschriebenen Weise wiederum zu den Stäbchen und Fäden heranwachsen. Die Fäden von welchen bisher die Rede war sind ziemlich gerade. Ausser ihnen kommen auch spirillumartig gekrümmte vor, die auch in Stücke zerfallen können, ohne aber, nach den bisherigen Beobachtungen, in den beweglichen Zustand überzugehen.

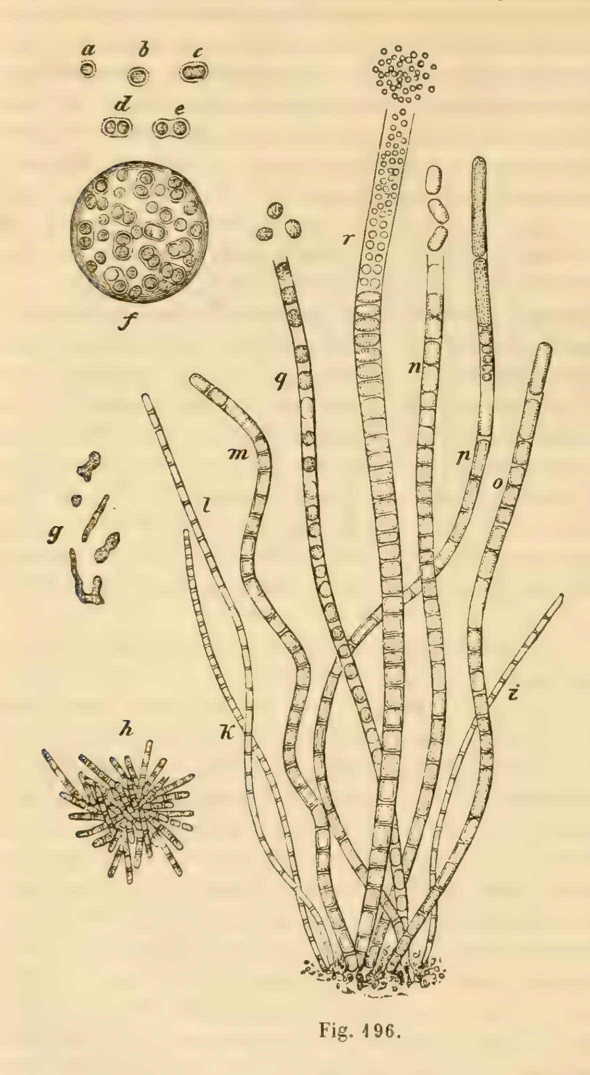


Fig. 196.

Beggiaton alba (Fig. 197, 198) bildet in schmutzigen Gewässern, Fabrikabwasser, in Schwefelthermen Fäden, welche im intacten Zustande festen Gegenständen vertical aufsitzen. Ihre Dicke wechselt zwischen 1 μ und über 5 μ. Sie bestehen aus einer einfachen Reihe von Zellen, deren Protoplasma in individuell verschiedenem Maasse Schwefelkörnchen (Vgl. S. 491) enthält. Bei sehr gros-

Fig. 196. Crenothrix Kühniana. *a*—*e* Kokken oder Sporen, *c*—*e* in Theilung; *f* durch Gallerte verbundene Kokkenhaufen, (»Zoogloea«), Contour zu dunkel gezeichnet. *h* Haufen von Kokken, welche zu Fäden auswachsen. *i*—*r* Fäden verschiedener Gestalt und Stärke, unten an einem Substrat befestigt; *m*—*r* zeigen die Bildung der gemeinsamen Scheide um die Einzelglieder; *q* und *n* oben in Einzelglieder zerfallend; *r* mit nach oben successiv breiter und relativ kürzer werdenden Gliedern, deren oberste durch Längstheilungen in runde Sporen (»Kokken«) zerfallen sind, welche oben aus der Scheide hervorkommen. Vgr. 600. — *g* Kokken-Zooglöen, nat. Grösse. Nach Zopf. —

sem Schwefelgehalt kann selbst die Erkennung der Gliederung schwierig werden. Die Fäden entbehren einer distincten gemeinsamen Scheide. Sie trennen sich leicht der Quere nach in Bruchstücke. Ihre Glieder gehen aus der gestreckten Stäbchenform successiv in isodiametrische über; bei den dickern Fäden dann weiter in die von flachen Scheiben, die sich endlich durch Längswände in 4 Quadranten theilen (Fig. 197, 6—8). Sowohl letztere, als die isodiametrischen Glieder der dünnen Fäden trennen sich zuletzt (9), sich abrundend, von einander, treten dann in lebhaften Schwärmzustand (10) und kommen aus diesem zur Ruhe, indem sie sich an feste Gegenstände ansetzen. Sie vermehren sich lebhaft durch Zweitheilungen und bilden unregelmässig gestaltete Zooglöenhäufchen. Sie können ferner zu Stäbchen, diese dann wieder zu den beschriebenen Fäden auswachsen, nachdem die Stäbchen selbst

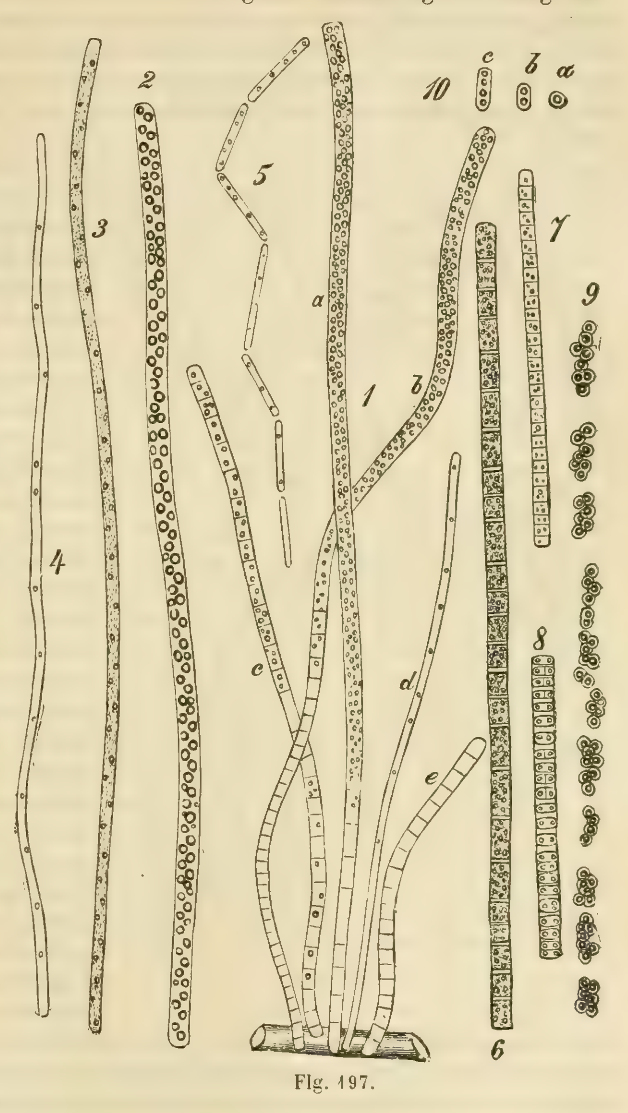


Fig. 197.

Fig. 197. Beggiatoa alba. *1*. Gruppe festsitzender Fäden. — *2*—*5*, verschieden starke Fadenstücke, *5* im Zerfall in Fragmente begriffen. Die dunkeln kleinen Kreise im Innern sind Schwefelkörner; in den Theilen der Fäden wo sie reichlich vorhanden, ist die Quergliederung undeutlich, anderwärts tritt sie deutlicher hervor. — *6*—*8* schwefelreiche Fadenfragmente, nach Einwirkung von Methylviolettlösung die Quergliederung deutlich zeigend, in *8* auch Längstheilung einzelner Glieder (Kokken- resp. Sporenbildung). *9* in Sporen zerfallener Faden. *10* bewegliche Sporenzustände. Die dunklen Kreise überall Schwefelkörner. — *1* 540 mal, die übrigen Fig. 900 mal vergr. Nach Zopf.

öfters ein Schwärmstadium durchgemacht haben. Ausser den bisher betrachteten geraden Fäden kommen auch hier schraubig gewundene vor, und diese zerfallen in zwei bis mehrere Windungen lange Stücke, welche lebhaft beweglich und früher als Ophidomonas beschrieben worden sind. Sie haben, den Beschreibungen nach, an jedem Ende eine lange schwingende Cilie (Fig. 198, *E*).

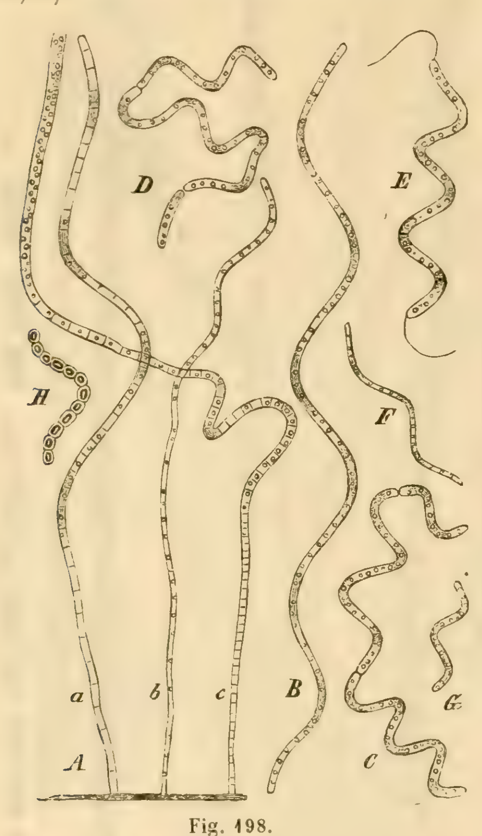


Fig. 198.

Für Beggiatoa roseo-persicina sind die gleichen Zustände wie für die beschriebene Art beobachtet, und besonders die eigenthümlichen, früher Clathrocystis genannten netzförmigen Zooglöen bemerkenswerth.

Cladothrix, auch die Leptothrix buccalis der Zahn-Caries sind Beispiele verwandten Entwickelungsganges. Für Details sei auf Zopfs Darstellung verwiesen. Nicht minder müssen die Essigmutterpilze, Arthrobacterium aceti und A. Pastorianum (Hansen) zu der Arthrosporen-Gruppe gestellt werden. Dieselben sind wie Hansen fand, freilich ausgezeichnet durch reichliches Vorkommen von grossen, blasigen Zellen zwischen den kleinen Kokken- oder Stäbchengliedern der Kettenverbände, und das fast regelmässige Auftreten dieser Erscheinung legt den Gedanken nahe, dass dieselbe mit irgend einem Sporenbildungsprocess zusammenhänge. Die Beobachtungen geben jedoch hierfür noch keinen bestimmten Anhalt, so dass die Erscheinung vorerst unter die oben erwähnten Involutionsanschwellungen gestellt bleiben muss.

Ferner mag auch der Mikrococcus von Pasteur's Hühner-Cholera, soweit die Kenntnisse reichen, hierher gehören[1]).

Fig. 198. Beggiatoa alba. Krumme und schraubige Formen. *A* Gruppe festsitzender Fäden. *B—H* schraubig gewundene Fadenstücke; *C, D, F—H* in weiterer Fragmentirung begriffen und unbeweglich, *H* mit deutlichen Einzelgliedern. — *E* schwärmendes Stück (»Spirillumform«) mit einer Cilie an jedem Ende. Die Schwefelkörner hier wie in Fig. 197. — Vgr. 540. Nach Zopf.

1) Vgl. Pasteur, Comptes rendus T. 90 (1880) p. 239, 952, 1030; T. 92 (1881) p. 430.

§ 132. Aus der vorstehenden Uebersicht ergeben sich sichere Anhaltspunkte für die Beurtheilung der gegenwärtig sehr in den Vordergrund gestellten, und daher hier nicht unberücksichtigt zu lassenden Frage nach dem Specieswerth der vorkommenden Bacterienformen.

Es stehen hier zwei wenigstens scheinbar diametral verschiedene Ansichten einander gegenüber. Die eine wird Cohn, wie mir scheint mit Unrecht zugeschrieben. Sie besagt, dass jede der in gleicher Wuchsform auftretenden und, was als nicht streng hierhergehörig hinzukommt, die gleichen Zersetzungswirkungen hervorbringenden Formen eine Species im naturhistorischen Sinne des Wortes repräsentirt. Es steht mit ihr thatsächlich so, dass Cohn, in seiner für die morphologische Behandlung der Gruppe grundlegenden Arbeit vom Jahre 1872, nach einer Reihe von Merkmalen, und zwar vorzugsweise der Gestalt der Einzelzellen und ihrer einfachsten Verbände, eine Anzahl Genera unterschied, wie Mikrococcus, Bacterium, Bacillus, Vibrio, Spirillum etc. und innerhalb eines jeden dieser die regelmässig wiederkehrenden, nach Gestalt, Zersetzungswirkung u. s. w. characteristischen Einzelformen als Species. Cohn unterscheidet hiernach also das, was wir oben Formgenera und Formspecies genannt haben.

Die andere Ansicht geht im Extreme so weit, dass sie für die Bacterien das Bestehen distincter Species überhaupt in Abrede stellt und alle Formen als Modificationen einer Species oder wie man sonst sagen mag betrachtet, welche Modificationen durch Züchtung wechselweise in einander übergeführt werden könnten. Sie wurde, wenn man von älteren Andeutungen absieht, der Cohn'schen Classification gegenübergestellt 1873 von Lankester und von Lister[1]) und 1874 von Billroth so zum Ausdruck gebracht, dass er alle ihm bekannten Schizomycetenformen in eine Collectivspecies Coccobacteria septica vereinigte. Sie erhielt später eine Stütze durch die Anschauungen welche Nägeli 1877 aussprach mit den Worten: »Ich habe seit 10 Jahren wohl Tausende von Spalthefeformen untersucht, und ich könnte (wenn ich Sarcina ausschliesse) nicht behaupten, dass auch nur zur Trennung in zwei specifische Formen Nöthigung vorhanden sei«[2]). Nägeli fügt aber hinzu, dass es ihm fern liege, das Zusammengehören aller Formen in eine einzige Species zu behaupten; in einer Sache, in welcher die morphologische Beobachtung und der physiologische Versuch den Forscher noch so sehr im Stich lassen, sei es überhaupt gewagt eine bestimmte Ansicht auszusprechen. In demselben Sinne äussert er sich auch 1882[3]). Er steht damit aber, genau besehen, in Uebereinstimmung mit Cohn's Grundanschauung, denn dieser stellte seine Formgenera und Formspecies und auf physiologische Eigenheiten gegründeten Species ursprünglich auf, um eine provisorische Uebersicht zu gewinnen, und indem er ausdrücklich dahingestellt liess, ob sie so wie er sie unterschied, wirklich naturhistorischen Arten entsprechen.

---

1) Beide in Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. XIII, New Series.
2) Die niederen Pilze etc. p. 20.
3) Unters. über niedere Pilze p. 130.

Nägeli's ausführlicher citirte Worte enthalten eine prägnante Kritik der ganzen Streitfrage soweit sie eben dargestellt wurde. Beiden Parteien fehlte wie besonders in dem Billroth'schen Buche hervortritt, zunächst die einzige sichere Grundlage, nämlich die strenge Beobachtung der Continuität resp. Nichtcontinuität der Entwickelung der fraglichen Formen oder Species. In Ermangelung derselben musste aber die Beurtheilung unsicher bleiben, und hier um so mehr, als die in Frage kommenden Formen klein, einander sehr ähnlich, oft durcheinander gemengt daher ohne ganz strenge Beobachtung leicht mit einander zu verwechseln sind. Höchstens kam Lankester für einen Specialfall der strengen Continuitätsbeobachtung etwas näher, weil die Formen seines Bacterium rubescens (Beggiatoa roseo-persicina) durch ihre characteristische Färbung die Zusammengehörigkeit deutlicher hervortreten liessen. Streng durchgeführte morphologische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen liegen derzeit vor. Sie haben ergeben, dass die oben beschriebenen Gestaltungen, wie Kokken, Stäbchen, Fäden etc. zunächst Wuchsformen sind, wie Baum und Strauch, Fadenpilz, Sprosspilz, Pilzkörper. Cienkowski, Neelsen, Hansen und Zopf haben gezeigt, dass es Species gibt, welche die verschiedenen Wuchsformen, zum Theil in überraschender Mannichfaltigkeit wechselnd annehmen können. R. Koch, Brefeld, Prazmowski, van Tieghem lehrten andere Species von grösserer Einförmigkeit des Wuchses kennen. Buchner hat dann für einen oder einige dieser die nach äusseren Ursachen auftretenden Variationen der gleichen Wuchsform dargestellt. Das Resultat aller dieser Untersuchungen ist die Bestätigung der von Cohn ebenfalls ausgesprochenen Ansicht, dass es hier Species gibt in demselben Sinn wie bei den höhern Organismen. Die Begrenzung dieser Species ist freilich eine andere als jene der Cohn'schen Formspecies. Es gibt relativ einförmige, wenn auch der Variation fähige, wie Bacillus subtilis, Anthracis, Megaterium, und auf der andern Seite, zumal unter den Arthrosporen, pleomorphe Arten, solche die wechselnd in sehr verschiedener Wuchsform auftreten können. Es ist, man kann sagen selbstverständlich, dass in den Fällen von Variation und Vielgestaltigkeit äussere Ursachen formbestimmend einwirken, dass die Wuchsform einer Anpassung an wechselnde äussere Agentien entsprechen kann, wie in andern Fällen auch (z. B. bei Mucor, vgl. S. 166), wenn auch der Nachweis solch äusserer formbestimmender Ursachen bis jetzt nicht immer gelungen ist. Es ist, im Zusammenhang hiermit, von vornherein wahrscheinlich, dass der Vegetationsprocess der verschiedenen Wuchsformen einer Species in dem Substrat verschiedene Zersetzungswirkungen hervorbringen kann. Und dass nach dem Substrat ein Wechsel der Zersetzungswirkungen der gleichen Form eintreten könne, kann ebenfalls a priori nicht abgewiesen werden. Mit Berücksichtigung dieser Erwägungen hat die Feststellung der Species jetzt fortzuschreiten, man kann fast sagen zu beginnen. Dass sie sich wesentlich auf morphologischen Boden zu stellen hat, ist ebenso selbstverständlich, als dass bei dem Gange der Untersuchung die physiologischen Verhältnisse nicht unberücksichtigt bleiben dürfen.

§ 133. Was die Stellung der Schizomyceten im System betrifft, so geht aus den mitgetheilten Thatsachen zunächst hervor, dass sie, ihrem Entwickel-

ungsgang nach, zu den Pilzen nähere Verwandtschaftsbeziehungen nicht haben. Die Angaben, wonach sie Abkömmlinge von Pilzen sein sollten, »widersprechen allen zuverlässigen Beobachtungen«[1]) so sehr, dass auf sie hier nicht näher eingegangen zu werden braucht. »Pilze« nennt man sie nur dann, wenn man mit diesem Wort chlorophyllfreie Thallophyten bezeichnet, mit alleiniger Rücksicht auf den durch den Chlorophyllmangel bezeichneten Vegetationsprocess und ohne Rücksicht auf Entwickelungsgang und Systematik.

Die Chlorophyll führenden Bacillus- und Spirillumarten, von welchen oben die Rede war, wären hiernach jedenfalls keine Pilze.

Unverkennbare nahe Verwandtschaftsbeziehungen zeigen zunächst die oben als arthrospore Schizomyceten zusammengefassten Formen mit den chlorophyll- und phycochromhaltigen »Algen«, welche im weiteren Sinne des Wortes Nostocaceen (Nostocaceen und Chroococcaceen) genannt werden. Das ist ziemlich allgemein anerkannt seit Cohn 1853 darauf aufmerksam machte und von Zopf neuerdings am vollständigsten ausgeführt worden. Sie sind, nach unsern derzeitigen Kenntnissen, nichts anderes als chlorophyllfreie Nostocaceen oder chlorophyllfreie Schizophyten. Die Stellung dieser ganzen Gruppe im Gesammtsystem bleibt dabei noch dahingestellt[2]).

Von den oben Endospore genannten Formen kann derzeit nur ausgesagt werden, dass sie sich den Arthrosporen unter allen bekannten zunächst, und anscheinend wirklich nahe anschliessen. Es mag auch hier wiederholt werden, dass die schärfere Trennung beider Gruppen sich auf die augenblicklich vorliegenden Kenntnisse gründet und mit Erweiterung dieser vielleicht hinfällig wird. Vorläufig ist sie aber aufrecht zu erhalten und die Frage muss offen bleiben, ob die Aehnlichkeit beider Gruppen wirklich nächster Verwandtschaft entspricht und ob nicht vielleicht die endosporen mit anderweiten Gliedern des Systems noch in näherer Verwandtschaft stehen. Sieht man sich unter den bekannten Erscheinungen nach solchen Verwandtschaftsbeziehungen um, so wird man wiederum, wie auch Bütschli[3]) hervorhebt, zu den Flagellaten geführt. Die arthrosporen Formen, wie Beggiatoa zeigen in ihren wechselnden theils ruhenden theils cilientragend schwärmenden Generationen zu den einfacheren Formen dieser mannichfaltigen Gruppe unverkennbare Anklänge. Die characteristische Sporenbildung der endosporen findet, soweit nach dem heutigen Stand der Kenntnisse ausgesagt werden kann, überhaupt ihr einziges Analogon in der Sporen- oder nach dem hier üblichen Ausdruck Cystenbildung der als Spumella vulgaris Cienk. und Chromulina beschriebenen einfachen Flagellaten[4]), insofern hier die Spore ebenfalls einzeln im Innern des Protoplasmakörpers der Zelle, aus einem Theile dieses entsteht; — eine Erscheinung welche im Gebiete der niedern Thallophyten sonst nirgends vorkommt. — In dieser zunächst nur analogen Erscheinung auch die Andeutung einer Homologie wenigstens zu vermuthen, dagegen ist in den be-

1) Vgl. Cohn, Beitr. II, p. 188.
2) Vgl. Bot. Zeitg. 1881, 1.
3) l. c. (vgl. oben, S. 489) p. 808.
4) Cienkowski, in Schultze's Archiv f. mikr. Anat. Bd. VII, S. 434. Bütschli, l. c. p. 797, 816, Taf. 45.

kannten Erscheinungen kein Grund enthalten. Freilich muss bei solcher Betrachtung wohl hervorgehoben werden, dass das Gebiet der als Flagellaten zusammengefassten Organismen gerade mit Rücksicht auf den Entwickelungsgang der Species noch zu ungleichmässig bekannt ist, um klare und sichere Anknüpfungen zu gestatten. Ueber die gegebenen Andeutungen soll daher hier auch nicht hinausgegangen werden.

Nimmt man aber einmal eine Anknüpfung der Bacteriengruppen an die Flagellaten an, so ist einleuchtend, dass nach diesen letzteren convergiren einmal die Bacterien- und Nostocaceenreihe; zweitens die Mycetozoenreihe (vgl. S. 479), drittens die chlorophyllführenden Algen, an welche sich in aufsteigender Linie die Hauptreihe des Pflanzenreichs und die Pilze als Seitenzweig oder Seitenzweige dieser anschliessen[1]); möglicher Weise auch noch, neben den chlorophyllführenden, kleinere, jetzt den Chytridieen zugerechnete Gruppen des Pflanzenreichs; — viertens endlich Rhizopoden und Protozoen, mit dem an letztere aufsteigend anschliessenden Thierreiche. Unter Voranstellung obiger Annahme würde also die Stellung der Bacteriengruppe im Gesammtsystem bestimmt sein, als die eines an Flagellaten als allgemeine Anfangs- und Ausgangsgruppe der Organismen anschliessenden, der Algen- oder Mycetozoenreihe zu coordinirenden Stammes. Die Beziehungen zwischen endosporen und arthrosporen Bacterien und besonders zwischen den letzteren und Nostocaceen bleiben hierdurch unberührt, und es kann auch nicht bezweifelt werden, dass die Chlorophyll und Phycochrom führenden Nostocaceen den Flagellaten jedenfalls ferner stehen, als die ihnen verwandten Beggiatoen und sonstigen Arthrosporen, dass sie also das obere, von dem präsumptiven Ausgangspunkte entferntere Ende der Gesammtreihe darstellen, welche den Namen Schizophyten erhalten hat.

Was die Coordination der endosporen Bacterien und der übrigen Schizophyten betrifft, so ist nochmals zu betonen, dass die definitive Entscheidung darüber in suspenso bleiben muss, bis vollständigere Kenntniss der Einzelformen vorliegt. —

Capitel XI. Lebenseinrichtungen der Bacterien.

§ 134. Keimfähigkeit und Resistenz der Sporen. Sämmtliche darauf untersuchte Bacteriensporen sind von dem Zeitpunkt ihrer Reife an fähig zu keimen, wenn sie die dafür günstigen Bedingungen finden. Bei Ausschluss dieser zeigen sie nach den Einzelfällen verschiedene, in bestimmten Fällen erstaunlich hohe Resistenz gegen äussere Agentien, welche gewöhnlich lebende Organismen schädigen oder tödten.

Für arthrospore Formen sind diese Verhältnisse noch wenig untersucht.

---

1) Vgl. Bot. Zeitg. 1881, l. c.

Kurth[1]) fand für sein B. Zopfii, dass die Sporen (»Kokken«) hier schon nach 17 — 26 Tagen todt sind, wenn sie bei mässig hoher Temperatur (37°) eingetrocknet und dann bei gewöhnlicher Zimmertemperatur lufttrocken aufbewahrt werden — die vegetirenden Stäbchen der Species sind aber bei der gleichen Behandlung schon nach 7 Tagen todt. In Flüssigkeit erhitzt lag ihr Tödtungspunkt um 56° C. Entsprechend geringe Resistenz gegen Wasserentziehung und hohe Erwärmung dürfte den meisten oben genannten an die Vegetation in Wasser jedenfalls angepassten Formen, wie Beggiatoa, Crenothrix etc. wohl zukommen.

Auf der andern Seite sind die Sporen einer Anzahl endosporer Formen Beispiele höchster Widerstandsfähigkeit. Die Sporen von Bacillus subtilis behalten ihre Keimfähigkeit bei lufttrockener Aufbewahrung jedenfalls Jahre lang. Die des Bacillus Anthracis bleiben nach Pasteur[2]) in absolutem Alkohol und bei 21 tägiger Einwirkung von reinem, auf einen Druck von 10 Atmosphären comprimirtem Sauerstoff lebendig.

Ueber grössere Zeiträume sich erstreckende präcise Beobachtungen liegen allerdings nicht vor, Brefeld fand aber bei lufttrockener Bewahrung die Keimfähigkeit nach 3 Jahren (bei Aufbewahrung unter Wasser nach einem Jahr) unverändert erhalten und hiernach sowohl als nach sogleich zu nennenden anderen Eigenschaften ist mit Sicherheit anzunehmen, dass sie den resistentesten Pilzsporen (S. 369) an Dauerhaftigkeit mindestens gleichkommen. Die Sporen des in Rede stehenden Bacillus sind ferner gegen extrem hohe Temperaturen merkwürdig widerstandsfähig. Auch in Flüssigkeit widerstehen sie der Siedhitze des Wassers und noch höheren Temperaturen. Brefeld[3]) fand, dass sie sämmtlich keimten nach viertelstündigem, zum grössern Theil nach halbstündigem Kochen in Nährlösung. Nach einstündigem Kochen keimte noch ein geringer Theil, nach 3stündigem keine mehr. Bei Erhitzung in Nährlösungen auf 105° wurden die Sporen nach 15, bei 107° nach 10, bei 110° nach 5 Minuten getödtet.

Fitz (1882) fand für die Sporen seines Bacillus butylicus (= Bac. butyricus Prazmowski?), dass sie ebenfalls die Siedetemperatur ertragen, je nach ihrer speciellen Qualität und dem Medium 3 — 20 Minuten lang. Bei länger dauernder Einwirkung genügten jedoch auch unter 100° gelegene Temperaturen zur Tödtung. In Glycerinlösung trat diese ein bei 95° nach 2—6 Stunden, bei 90° nach 6 — 11 St., bei 80° nach 7 — 11 St., bei 70° ist sie nach 12 Stunden noch nicht eingetreten. In Traubenzuckerlösung ist die Resistenz geringer, z. B. Tödtung nach 6 St. bei 90°. —

Für die Sporen des Milzbrand-Bacillus fand Buchner[4]), dass sie durch Kochen in Wasser nach 2 und 3 Stunden nur zum Theil, nach 4 Stunden sämmtlich getödtet werden. Die des oben beschriebenen Bacillus Megaterium bleiben jedenfalls nach kurzem, einige Minuten dauerndem Kochen in Wasser unverändert keimfähig. — Für nicht näher bestimmte Sporen, welche in ge-

1) Bot. Zeitg. 1883, 409.
2) Charbon et septicémie. Cpt. rendus T. 85 (1877) p. 99 ff.
3) Schimmelpilze, IV.
4) in Nägeli, Unters. über niedere Pilze (1882) p. 220.

wöhnlichem Wasser vorkommen, gibt Pasteur[1]) sogar eine Resistenz gegen eine Temperaturerhöhung bis 130° an.

Diese Thatsachen und gelegentliche Angaben in der Bacterienlitteratur machen es wahrscheinlich, dass der Tödtungspunkt für die Sporen endosporer Bacterien allgemein sehr hoch, aber jedenfalls nach Beschaffenheit des Mediums verschieden hoch liegt. Doch darf auch hier das in einem Falle erhaltene Resultat nicht ohne weiteres als sicher auf andere übertragen werden, denn Brefeld hat in genannter Arbeit für eine von dem B. subtilis verschiedene Bacillusform nachgewiesen, dass ihre Sporen das Kochen nicht lebend überstehen.

Dass Bacteriensporen extrem niedere Temperaturen ertragen, ist zwar nicht durch directe Untersuchungen nachgewiesen, nach dem unten zu besprechenden Verhalten vegetirender Zellen aber nicht zu bezweifeln.

Für die äusseren Keimungsbedingungen gilt im allgemeinen auch hier das oben § 96 (S. 371) Gesagte, worauf zunächst hingewiesen sei.

Minimum und Optimum der Keimungstemperatur scheinen für die Bacterien, zumal die endosporen, allgemein unter sonst gleich günstigen Bedingungen hoch zu liegen. Wenigstens stimmen für die meisten die Erfahrungen dahin überein, dass bei »gewöhnlicher Zimmertemperatur« die Keimung nicht oder sehr langsam, und erst bei höherer Temperatur energisch erfolgte. Für Bacillus subtilis liegt das Minimum jedenfalls tiefer als jene gewöhnliche Zimmertemperatur, denn in derselben tritt Keimung ein, wenn auch langsam. Nach Prazmowski sind 30—35° C. dem Optimum nahe gelegen; ich fand einige Tage alte Sporen bei 40° schon 3 Stunden nach Aussaat in der ausgiebigsten Weise keimend. Bacillus Anthracis keimt, soweit die Erfahrung reicht, bei der um 20° C. schwankenden Zimmertemperatur nicht, das Minimum wird für ihn auf 35—37° C. angegeben, das Optimum wird schwerlich viel höher liegen. Auf der andern Seite trat an mehrere Tage alten eingetrocknet gewesenen Sporen von Bac. Megaterium bei sommerlicher Lufttemperatur von 20—25° C. 8—10 Stunden nach Aussaat ausnahmslos Keimung ein. Vollständigere Feststellung der Cardinalpunkte fehlt allerdings noch, doch genügen vorstehende Daten um sowohl die Eingangs aufgestellte allgemeine Behauptung zu begründen, als auch zu zeigen, dass hier wiederum specifische Differenzen zur Geltung kommen und daher von Fall zu Fall untersucht werden muss.

Alle darauf untersuchten Bacteriensporen bedürfen gleich den S. 376 besprochenen Pilzsporen zur Keimung der Zufuhr geeigneter Nährstoffe mit dem aufzunehmenden Wasser; sie keimen also nur in Nährlösungen, resp. auf Wasser und Nährstoff enthaltendem Substrat; und zwar sind, soweit die Untersuchung reicht, die für die Einleitung der Keimung erforderlichen Nährstoffe qualitativ die nämlichen wie die zur vegetativen Entwickelung nothwendigen. Jedenfalls erfolgt die Keimung bei Gegenwart letzterer; ob noch andere Möglichkeiten gelten ist nicht untersucht.

§ 135. Die allgemeinen Bedingungen und Erscheinungen der

1) C. rend. T. 85 l. c.

Vegetation sind wie a priori zu erwarten auch hier denen anderer Pflanzen und vorwiegend der Pilze analog oder gleich (Vgl. § 97).

In den Vegetationstemperaturen besteht, nach den relativ wenigen genau untersuchten Fällen zu urtheilen, ein weiter Spielraum und das Optimum liegt meist hoch.

Brefeld[1]) bestimmte die Ausgiebigkeit des Vegetationsprocesses bei verschiedenen Temperaturen, indem er bei gut ernährten Objecten die Zeit bestimmte, welche ein Stäbchen bis zu seiner Theilung braucht. Er fand, dass caeteris paribus bei 30° Lufttemperatur alle halbe Stunden eine Theilung der Stäbchen eintrat, bei 25° alle $^3/_4$, bei 18,75° alle $1^1/_2$, bei 12,5° alle 4—5 Stunden, bei 6,2° sehr langsame Vegetation. Die Sporenbildung nahm bei 30° etwa 12 Stunden in Anspruch, bei 22,5° einen, bei 18,75° zwei, bei 12,2° mehrere Tage, unter 6° trat sie nicht mehr ein. Auch bei 40—50° dauert, nach Cohn[2]) und Prazmowski, lebhafte Vegetation dieser Species, unter energischer Bewegung der Stäbchen fort.

»Bacterium Termo« wächst und vegetirt, nach Eidam[3]) zwischen 5,5 und 40°; Optimum 30 — 35°. Für den Milzbrandbacillus gibt Koch[4]) an, dass in (Gelatine)- Culturen Wachsthum und Sporenbildung am schönsten und kräftigsten stattfindet bei 20—25°. Zwischen 30° und 40° C. ist das Wachsthum und die neue Sporenbildung gewöhnlich schon nach 24 Stunden beendet. Bis zu 25° nimmt die hierzu erforderliche Zeit zu und steigt auf ungefähr 35 — 40 Stunden. Unter 25° macht sich die Temperaturabnahme sehr stark in negativem Sinne bemerklich. Bei 23° sind bis zur Sporenbildung schon 48 — 50 Stunden, bei 21° 72 Stunden erforderlich. Bei 18° zeigen sich die ersten Sporen nach etwa 5 Tagen, bei 16° nach 7 Tagen und zwar wird die Sporenbildung immer spärlicher. Unter 15° hören das Wachsthum und die Sporenbildung auf.« Fitz fand für seinen B. butylicus, indem er die Menge der in der gleichen Zeit bei verschiedenen Temperaturen vergohrenen Substanz verglich, in Glycerinlösung das Optimum bei 40°; für eine andere rein cultivirte, nicht benannte Species bei 37—40°. Das Maximum lag für beide Species bei 45—45,5°.

Der obere Tödtungspunkt für vegetirende Bacterien liegt, soweit untersucht, wenig höher als für die meisten übrigen Pflanzen. Cohn (l. c.) fand ihn bei Bacillus snbtilis dem Vegetationsmaximum nahe, bei 50—55°; Fitz für die zweite genannte Species um 56°. Nach Eidam (l. c.) wird in Flüssigkeit vegetirendes »Bact. Termo« bei 14stündigem Erwärmen auf 45° und bei 3stündigem auf 50° schon getödtet. Im eingetrockneten Zustand ist die Resistenz grösser; Eidams »Bact. Termo« blieb, bei 50—52° getrocknet entwickelungsfähig. Nach Buchners oben erwähnten Versuchen mit Milzbrand-Bacillus scheint hier für die eingetrockneten Stäbchen derselbe Tödtungspunkt zu gelten wie für die Sporen. Weitere Details sind in der Special-Litteratur der Bacterien zu finden. Vgl. auch Pfeffer, Physiol. II.

---

1) l. c. p. 46.
2) Beitr. z. Biologie II, 271.
3) Cohn's Beitr. z. Biologie I, 3 p. 208 ff.
4) Mittheil. aus dem k. Gesundheitsamte I, p. 64.

Niedrige Temperaturen werden von den vegetativen Formen bis zum äussersten erreichbaren Extrem ertragen. Frisch[1]) fand Fäulnissbacterien und Bacillen, auch den B. Anthracis, in ihrer Entwickelungsfähigkeit nicht gestört, nachdem sie bei 111° C. in Flüssigkeit eingefroren waren.

Dass sich die Vegetations- und Tödtungstemperaturen mit der Qualität des Substrats ändern können, ist nach Analogie anderer Organismen a priori anzunehmen. Nägeli[2]) sagt, wenn auch ohne scharfe Scheidung zwischen Sporenkeimung und vegetativen Zuständen, »man kann die Nährlösung so herstellen, dass bei irgend einem Temperaturgrad zwischen 30 und 110° die Tödtung der Spaltpilze innerhalb einer bestimmten Zeit erfolgt.«

Nach dem Bedarf der Sauerstoffzufuhr verhalten sich die Bacterien sehr ungleich. In dem einen Extrem wird die Vegetation durch möglichst reichlichen Zutritt der sauerstoffhaltigen atmosphärischen Luft caeteris paribus möglichst gefördert, z. B. Bacillus subtilis, Arthrobact. aceti; in dem entgegengesetzten, z. B. B. butyricus wird sie bis auf Null herabgesetzt, die Vegetation erfordert Abschluss von freiem Sauerstoff. Pasteur hat hiernach Aerobiotische und Anaerobiotische Vegetation resp. Formen unterschieden.[3])

Zwischen beiden Extremen liegen, nach Engelmanns[4]) Beobachtung Fälle in welchen eingeringerer Partiärdruck des Sauerstoffs als der im atmosphärischen Luftgemenge gegebene erfordert wird. Nach Nägeli[5]) kann die Vegetation aerobiotischer Formen auch bei Verhinderung der Zufuhr freien Sauerstoffs von statten gehen.

Was die eigentlichen Nährstoffe betrifft, so ist für die chlorophyllgrünen Formen, wenn sie wirklich Chlorophyll enthalten, von vornherein anzunehmen, dass sie Kohlensäure assimiliren und Engelmanns Beobachtung (l. c.) an Bacterium chlorinum bestätigt diese Annahme insofern sie eine geringe Sauerstoffausscheidung im Sonnenlicht für diese Form nachweist.

Für die chlorophyllfreien Bacterien erweisen Nägeli's Untersuchungen im allgemeinen das gleiche qualitative Nährstoffbedürfniss wie für die untersuchten Schimmelpilze und in der Nährtüchtigkeit der angewendeten organischen Verbindungen findet die gleiche Abstufung statt wie dort (Vgl. § 98), nur das von den anorganischen Stickstoffverbindungen Salpetersäure hier ein brauchbares Nährmaterial ist, wenn sie auch dem Ammoniak nachsteht.

Körper welche in dem Substrat in Lösung enthalten und nicht Nährstoffe sind, können die Vegetation der Bacterien in hohem Grade beinflussen. Wie schon oben, S. 380 erwähnt wurde, ist saure Reaction der Nährflüssigkeit der Bacterienentwickelung in der Regel ungünstig. Manche ertragen dieselbe allerdings bis zu gewissem Grade wenn sie allein vorhanden sind. Ihre Vegetation kann aber dadurch bis zum Stillstand gehemmt werden, dass gleich-

1) Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mai 1877.

2) Die niederen Pilze etc. (1877) p. 30. Vgl. auch das. p. 200.

3) Vgl. hierüber auch Nencki, Journal f. pract. Chemie, neue Folge, Bd. 19, 20. Auch Genning, ibid.

4) Bot. Zeitg. 1882, 321.

5) Die niederen Pilze (1877) p. 28.

zeitig vorhandene Schimmel- oder Sprosspilze, durch die Säure gefördert werden und die Bacterien verdrängen. Andere in die Lösung übergehende Körper, welche Producte der durch die Bacterien hervorgerufenen Zersetzungen des Substrats sind, können nicht minder hemmend auf die Vegetation einwirken sobald ihre Concentration in der Nährlösung einen bestimmten Grad erreicht hat. Nach Fitz (1882) wurde z. B. in Glycerinlösung, unter sonst gleichen Optimumbedingungen die Vegetation des Bac. butylicus gehemmt bei 2,7—3,3 Gewichtsprocent Aethylalkohol; 0,9—1,05% Butylalkohol; 0,05—0,1% Buttersäure u. s. w.

Es ist hier der Ort, hinzuzufügen, dass Körper welche als Nährstoffe dienen und für die aerobiotischen Formen auch der Sauerstoff auf Bacterien als Reize wirken, welche die locomotorischen Bewegungen theils hervorrufen oder beschleunigen, theils ihre Richtung bestimmen. Engelmann[1]) hat gezeigt, dass empfindlich aerobiotische Bacterien bei Sauerstoffabschluss zur Ruhe, bei Sauerstoffzutritt aber sofort wiederum in Bewegung kommen und diese ist nach der Sauerstoffquelle, z. B. einer von Sonnenstrahlen getroffenen chlorophyllhaltigen Zelle hin gerichtet. Für sehr empfindliche Aerobionten genügt schon eine minimale, nach Engelmann's Berechnung den trillionsten Theil eines Milligramms betragende Sauerstoffmenge um Bewegung hervorzurufen, sie sind daher für Sauerstoffausscheidung das empfindlichste Reagens. Solche empfindliche Formen bewegen sich, bei einseitigem Zutritt des Sauerstoffs bis möglichst dicht an die Sauerstoffquelle, z. B. eine chlorophyllhaltige Zelle, den Rand des Deckglases bei einer Objectträgercultur in Flüssigkeitstropfen. Andere Formen nähern sich unter den angegebenen Verhältnissen der Sauerstoffquelle nur bis auf eine gewisse Distanz und diese nimmt ab mit der Verminderung des Sauerstoffes. Aus dieser Erscheinung ist gefolgert, dass solche Formen einen geringeren als den atmosphärischen Partiärdruck des Sauerstoffs ertragen. — Anaerobionten verhalten sich in der in Rede stehenden Beziehung umgekehrt wie die empfindlichen Aerobionten. In analoger Weise wird die Bewegung locomobiler Formen in Flüssigkeit durch die Zufuhr geeigneter löslicher Nährstoffe beschleunigt und bei einseitiger Zufuhr gegen den von dem Zufuhrorte in die Flüssigkeit gehenden Diffussionsstrom der Nährlösung gerichtet. Um feste Körper welche Nährstoff liefern sammeln sich daher in Flüssigkeit befindliche Bacterien in dichten Schwärmen an, wenn jene in die Flüssigkeit gebracht sind[2]).

§ 136. Nach ihrer thatsächlichen vegetativen Anpassung sondern sich auch die Bacterien — wenn man von den noch wenig eingehend studirten chlorophyllführenden absieht — in Saprophyten und Parasiten in dem § 99 bezeichneten Sinne der Worte.

Von den Adaptationen der saprophytischen Formen gelten die gleichen allgemeinen Gesichtspunkte wie für die saprophytischen Pilze. Gleich diesen sind viele Bacterien theils Oxydationen, Verbrennungen des Substrats bewirkende Organismen. Der Essig- oder Essigmutter-Micrococcus, (Arthro-

---

1) Bot. Zeitg. 1881, p. 441; 1882, p. 663, 419.

2) Ausführlicheres s. bei Pfeffer, Unters. d. Botan. Inst. zu Tübingen, I, 3 Heft.

bacterium aceti, Mycoderma Auct.) oxydirt bei freiem Luftzutritt Aethylalkohol zu Essigsäure: er vermag aber diese auch zu Kohlensäure und Wasser zu verbrennen[1]). Bacillus subtilis, auch soweit untersucht B. Megaterium bewirken ebenfalls Verbrennung der organischen Verbindungen zu Kohlensäure und Wasser. Zahlreiche andere sind Erreger characteristischer Gährungen: Milchsäure-, Buttersäuregährung, Schleimgährung des Zuckers u. s. f. und Erreger von Fäulnissprocessen. Bezüglich der Einzelheiten dieser derzeit so viel besprochenen Erscheinungen ist hier auf die specielle Litteratur der Bacterien und der Gährungschemie, zumal die vorzüglichen Untersuchungen von A. Fitz, sodann Nägeli, Duclaux, sowie Pfeffers Physiologie I. Cap. VIII. zu verweisen.

Viele Bacterien leben andererseits als Parasiten in und von lebenden Organismen. Bei der Beurtheilung und Beschreibung ihrer Lebenseinrichtungen sind dieselben Gesichtspunkte, Eintheilungen und Namen zum Grunde zu legen, welche oben für die parasitischen Pilze, ihre Beziehungen zu und ihre Wirkungen auf ihre Wirthe ausführlich besprochen sind, denn gleiche oder ganz analoge Erscheinuugen wie dort kehren hier wieder. Auf die Paragraphen 101—113 ist daher in Nachstehendem stets Bezug genommen.

Alle parasitischen Bacterien leben endophytisch in den Körperhöhlungen oder in der Substanz der Gewebe des Wirths. Nach ihrem Bau und Wachsthum kann ihr Angriff auf diesen nur so erfolgen, dass sie entweder in Sporen- oder vegetirender Form in von aussen zugängliche normale Körperhöhlungen oder Wunden gelangen und hier den Vegetationsprocess fortsetzen, im Thierkörper eventuell auch von den Wundflächen aus in den Blut- und Lymphbahnen passiv fortbewegt; oder aber, von irgend einer Fläche aus, an welche sie passiv gelangt sind, sich in die Zellen und Gewebe einbohren. Die Milzbrandbacillen z. B. dringen in die Darmschleimhaut ein[2]) wenn sie mit dem Futter der Thiere auf diese gekommen waren. Fermentwirkungen werden für die hierbei eintretenden Perforationen in Betracht kommen, und die Richtung der Bewegung bestimmt werden durch das Zusammenwirken der chemischen und physikalischen Eigenschaften des Substrats und eventuell der Eigenbewegung des Parasiten.

Alle parasitischen Bacterien welche bekannt sind, wirken auf ihren Wirth als einfach, und meist energisch zerstörende Schmarotzer ein, wenn man nicht auch hier entzündliche Processe (vielleicht Tuberkelbildung) zu den krankhaften Wachsthums- und Neubildungserscheinungen zählen will.

Pflanzenbewohnende Parasiten sind unter den Bacterien kaum beobachtet, wie schon R. Hartig hervorgehoben hat. Die meist saure Reaction der Pflanzentheile mag theilweise hiervon ein Grund sein. Doch hat Wakker[3]) neuerdings eine in Holland als Gelbe Krankheit bezeichnete Erkrankung der Hyacinthe beschrieben, bei welcher das charakteristische Symptom in dem Vorhandensein schleimiger gelber Bacterienmassen in den Gefässen besteht.

---

1) Pasteur, Comptes rendus Tom. 54, p. 265; T. 55 p. 28. Nägeli, Theorie d. Gärung, p. 111.

2) Vgl. Koch, Mittheil. d. Reichsgesundheitsamts I, p. 61.

3) Botan. Centralblatt, Bd. 14, p. 315.

In der ruhenden (herbstlichen) Zwiebel sind diese Bacterienmassen auf die Gefässbündel der Zwiebelschuppen beschränkt; zur Blüthezeit finden sie sich auch in den Blättern und zwar hier nicht nur in den Gefässen, sondern auch in dem Parenchym, dessen Intercellularräume erfüllend, dann die Zellen selbst zerstörend und schliesslich durch die berstende Epidermis ins Freie tretend. Nähere Untersuchungen über diese Erscheinung sind abzuwarten.

Um so zahlreicher sind, wenigstens nach den gegenwärtig herrschenden Meinungen, die in lebenden Thieren parasitischen Bacterien. Unter diesen tritt zunächst die Erscheinung des facultativen Parasitismus in den Vordergrund. Für denselben sind derzeit wenigstens einige sichere Beispiele einigermaassen genau bekannt, und es empfiehlt sich, zuvörderst eines der wichtigsten dieser, den Bacillus Anthracis specieller zu betrachten. Bau und Entwicklung desselben sind schon oben, S. 504 Fig. 195 dargestellt worden. Er befällt Säugethiere, speciell Nager und Wiederkäuer mit specifischen und individuellen Ausnahmen; Mäuse, Meerschweinchen, Kaninchen, Schafe und Rinder sind in absteigender Folge ungleich infectionsempfänglich für ihn. Den Menschen kann er befallen. Auf Hunde ist er schwer, leichter auf Katzen übertragbar. Ueber die Empfänglichkeit von Vögeln, Fröschen und selbst Fischen für die Uebertragung sind die Angaben ungleich und sollen hier nicht weiter discutirt werden. In jenen erstgenannten Thieren verursacht er, wie seit Rayer, Pollender und Davaine bekannt ist, die als Milzbrand bezeichnete Krankheit. Meine eigenen der Darstellung theilweise zu Grunde liegenden Erfahrungen sind vorzugsweise an Meerschweinchen und von diesen gewonnenem Culturmaterial gemacht.

In das Blut eines infectionsfähigen Thiers gelangt, wächst und vermehrt sich der Bacillus in der beschriebenen Stäbchenform, bis zu dem Grade, dass die ganze Blutmasse von den Stäbchen durchsetzt ist. In dem Maasse als die Vermehrung fortschreitet tritt Erkrankung ein, mit meist tödtlichem Ausgang. In das Blut kommen kann der Bacillus erstens direct durch absichtliche Einimpfung von Stäbchen oder Sporen, oder von unbeabsichtigten Wunden aus. Eine kleine, unblutige mit einer Stäbchen oder Sporen tragenden Nadel gemachte Stichwunde in die Haut genügt bei empfindlichen Thieren zur Infection. Zweitens kann er vom Darm aus in das Blut gelangen. Thatsächlich wird dies nur geschehen auf dem natürlichen Wege in den Darm, also vom Munde aus, mit dem Futter. Stäbchen auf diesem Wege eingeführt sind, bei unverwundetem Verdauungstractus, wirkungslos; sie gehen wahrscheinlich in dem sauren Mageninhalt zu Grunde. Führt man dagegen Sporen ein, so gelingt die Infection. Dieselben passiren den sauren Magen ungeschädigt, keimen in dem alkalischen Darminhalt, die ausgekeimten Stäbchen findet man in der Darmschleimhaut, wahrscheinlich durch die Lymphfollikel und die Peyer'schen Plaques eingedrungen (Koch). Der Weg durch die Capillaren in die Blutbahn ist hiermit wiederum gegeben.

Nach Koch's Untersuchungen ist bei spontan auftretendem, nicht künstlich erzeugtem Milzbrand die Infection vom Darm aus die bei weitem häufigere Erscheinung. Um über die Lebensgeschichte des Bacillus — und damit im Zusammenhang die Aetiologie der Krankheit — in's Klare zu kommen, fragt es

sich daher wie die Sporen in den Darm gelangen. Das kann nicht direct von einem erkrankten oder eben gestorbenen Thiere her geschehen, denn der Bacillus bildet seine Sporen weder in dem lebenden Thiere noch im Innern des ungeöffneten Cadavers[1]). Dagegen vermag der Bacillus, wie schon aus dem S. 504 Angegebenen ersichtlich ist, ausserhalb des Thierkörpers nicht nur zu keimen und üppig zu vegetiren, sondern seine Sporenbildung findet hier wohl ausschliesslich, jedenfalls wie jeder Culturversuch lehrt reichlichst statt, wenn Sauerstoffzutritt und eine Temperatur von 20—25° gegeben sind. Vorausgesetzt wird dafür weiter ausreichende Zufuhr von Nährstoffen und diese sind wie der Versuch lehrt reichlich gegeben, in den mannichfaltigsten todten organischen Körpern: nicht nur solchen thierischen Ursprungs, wie den festen und flüssigen Theilen der Milzbrandcadaver selbst oder den blutigen Abgängen noch lebender milzbrandkranker Thiere, sondern auch nicht allzusauer reagirenden pflanzlichen, wie Kartoffeln, Rüben, zerquetschten Samen u. s. f. Es ist klar, dass hiernach der Bacillus als Saprophyt nicht nur zu leben vermag, sondern auch auf saprophytische Lebensweise nothwendig angewiesen ist zur Erreichung eines morphologisch und biologisch wesentlichsten Entwicklungsabschnittes, nämlich des der Sporenbildung. Ferner ist klar, dass derselbe auf dem Boden eines feuchten Weideplatzes die Bedingungen zu seiner saprophytischen Vegetation leicht finden kann und wird, wenn er einmal dahin gelangt ist, und dass er sich auch daselbst als Saprophyt jahraus jahrein erhalten kann mittelst seiner Sporen und die in ungünstiger Vegetationszeit eintrocknenden oder einfrierenden Stäbchen; dass der Ort von Thieren besucht werde ist dafür nicht nothwendig. Wohl aber ist sehr einfach vorstellbar, wie an solchen Orten infectionsfähige pflanzenfressende Thiere mit dem Futter Sporen des Bacillus in sich aufnehmen und sich hierdurch inficiren können, denn der Bacillus hat die Fähigkeit des Parasitismus. Handelt es sich dabei um Heerdenvieh, so wird natürlich die Erkrankung eines Thiers Ansteckung anderer und epidemische Ausbreitung der Krankheit leicht zur Folge haben, indem die Menge der Bacillen am Boden durch die in den blutigen Abgängen schwer erkrankter enthaltenen vermehrt, das Terrain daher für die Heerde gefährlicher wird und indem durch stechende Mücken und dergleichen eine directe Ueberimpfung bacillenhaltigen Blutes von Thier zu Thier geschehen kann.

Dass unter allen bisherigen Voraussetzungen die Gefahr der Infection eines Thieres durch Verwundungen, sei es der Haut, sei es der Schleimhaut des Mundes und Verdauungscanals noch erhöht wird, versteht sich von selbst.

Die Erfahrung an unseren Hausthieren hat gelehrt, dass der Milzbrand in bestimmten Gegenden vorzugsweise einheimisch ist und dort derart spontan auftritt, dass er zuerst einzelne Thiere ohne nachweisbare directe Ansteckung durch andere Thiere — meist vom Darm aus — befällt und nachher weiter um sich greift. Warum gerade solch einzelne Districte bevorzugte Milzbrandheerde sind, warum nicht vielmehr ein anscheinend so verbreitungsfähiger Organismus wie der Bacillus allverbreitet ist und überall gleichmässig angreifen kann,

---

1) Vgl. Koch, Mittheilgn. d. Reichs-Gesundheitsamtes I, p. 60, 147.

ist nicht leicht zu erklären. Doch mag es, wie Koch meint, seinen Grund darin haben, dass jene bevorzugten Gegenden nasse und Ueberschwemmungen ausgesetzte sind, und der Bacillus theils auf dem nassen Boden reichlicher wächst als auf trockenem, theils durch die Ueberschwemmung vom Boden aufgehoben und über die Pflanzen verbreitet wird, welche dann später den Thieren als Futter dienen. Es ist hierbei wiederum nicht ausgeschlossen, dass in einem solchen District der Bacillus auch durch die Leichen an Milzbrand gefallener Thiere zugeführt werden kann. In einer an Milzbrand einmal reichen Gegend ist dieses ja jedenfalls leichter möglich, als in einer andern. Ganz besonders ist hierbei zu denken an die Cadaver der für Milzbrand so sehr empfänglichen Mäuse und anderer kleiner Nagethiere. Pasteurs sensationelle Hypothese aber, dass der Bacillus durch verscharrte Cadaver milzbrandiger Thiere dem Boden zugeführt und dann die Sporen desselben durch Regenwürmer wieder aus der Tiefe an die Bodenoberfläche gefördert würden, ist zur Erklärung der Erscheinungen weder für diese noch für andere Gegenden nothwendig und ist unzutreffend, weil in dem ungeöffneten Cadaver, in der Temperatur und der sauerstoffarmen Luft der tieferen Bodenschichten, wie Koch urgirt, Sporenbildung überhaupt kaum oder gar nicht zu Stande kommt.

Der beschriebene Bacillus ist, nach dieser Lebengeschichte, ein exquisiter facultativer Parasit, der seine Entwicklungshöhe nur in nicht parasitischer Lebensweise erreicht und in dieser seine ganze Entwicklung durchmachen kann und thatsächlich wohl oft viele Generationen und viele Jahre durchmacht. Als Parasit hat er, wie gezeigt wurde, wenigstens für die genannten Thiere virulente Wirkungen. Ob er etwa in anderen Thierspecies auch vegetiren aber unschädlich bleiben kann, ist nicht bekannt. Die virulenten Wirkungen desselben auf die genannten Thiere können aber durch bestimmte Züchtungsprocesse, welche ihn langsam zum Absterben führen, ebenfalls vermindert, und zwar bis zur vollständigen Unschädlichkeit abgeschwächt werden. Durch Pasteur wurde, auf Grund seiner Erfahrungen bei der Hühner-Cholera, zuerst gefunden, und durch Koch [1]) bestätigt, dass dies geschieht, wenn man ihn in neutralisirter Nährlösung (Fleischbrühe) bei sehr reichlichem Sauerstoffzutritt und hoher Temperatur kultivirt. Die Abschwächung kann so weit getrieben werden, dass schliesslich die empfindlichste Versuchsthierspecies, nämlich die Maus, die Impfungen ohne zu erkranken übersteht. Die Abschwächung tritt bei einer gegen 43° steigenden Temperatur schnell ein, sie kann schon nach 6 Tagen vollendet sein, bei 42° kann sie eine Dauer der Cultur bis zu 30 Tagen erfordern, bei Zimmertemperatur geht sie langsamer. Der Bacillus vegetirt dabei und vermehrt sich ohne seine morphologischen Eigenschaften zu verändern, bildet aber keine Sporen. Nach etwa einem Monat sterben die bei 42—43° gehaltenen Culturen gänzlich ab, 1—2 Tage vor diesem Zeitpunkt können von ihnen aus noch neue Culturen gemacht werden. Von einem gewissen Grade der Abschwächung an, kann der Bacillus wiederum in den virulenten Zustand übergehen, wenn er in ein für die Infection empfängliches Thier gelangt und dieses durch ihn getödtet ist. Es giebt einen

1) Vgl. dessen Schrift »Ueber die Milzbrandimpfung«. Cassel 1883, p. 17 u. ff.

Grad der Abschwächung wo er für erwachsene Meerschweine unschädlich ist, nicht für ganz junge. Impft man letztere mit dem abgeschwächten Material so kehrt dieses zur hohen Virulenz zurück. Ob von dem höchsten Grade der Abschwächung eine Rückkehr zur Virulenz noch erfolgen kann geht aus den vorliegenden Daten nicht klar hervor; und ebenso vermisst man bestimmte Untersuchungen darüber, ob und wie sich der abgeschwächte Bacillus in dem gesund bleibenden Impfthier überhaupt entwickelt. Angenommen wird dies freilich, aber ohne präcise thatsächliche Grundlagen. Letztere wären aber wichtig genug für die Beurtheilung der praktischen Fragen über die Schutzimpfung, welche durch den abgeschwächten Bacillus ausgeführt werden soll; — auf welche natürlich hier unter Verweisung auf die medicinische Litteratur nicht eingegangen wird.

Sei dem nun wie ihm wolle, so ist, für einen facultativen Parasiten, der sich anzupassen vermag an Nährlösungen verschiedener Concentration und qualitativer Zusammensetzung bei 15—20° und vom Blute eines Säugethiers bei 37—40° verständlich, dass mit der veränderten Anpassung und Ernährung auch Aenderungen in der deletären Wirkung, die man sich etwa durch Fermentausscheidung verursacht denken kann, eintreten. Eine analoge, allerdings quantitativ verschiedene Erscheinung ist die oben (S. 409) von der Sclerotinia Sclerotiorum beschriebene Abhängigkeit der Parasiten-Facultas von vorheriger Ernährung der Keimpflänzchen. Auch die nach dem umgebenden Medium Form und Zersetzungswirkung ändernden Mucorinen (S. 384) sind hier zum Vergleich heranzuziehen; und das von Wortmann[1]) beschriebene Bacterium, welches ein stärkelösendes Ferment ausscheidet, wenn ihm als Nahrung nur Stärkekörner gegeben werden, während die Fermentausscheidung unterbleibt bei Zufuhr von gelösten Kohlehydraten oder weinsaurem Ammoniak.

In der obigen Darstellung ist stillschweigend angenommen worden, dass B. Anthracis eine bestimmte Species ist, und diese Anschauung ist in den vorhandenen Kenntnissen nothwendig begründet. Anderen Species, wie dem nicht facultativ parasitischen, eventuell wenigstens als Parasit unschädlichen B. subtilis ist der Milzbrandbacillus ähnlich, er variirt auch nach Breite und Länge der Zellen u. s. f. bleibt aber immer innerhalb der Grenzen der Speciescharactere, welche S. 504 in den Hauptzügen dargestellt sind und ihn von andern Species, insbesondere vom ebenfalls oben beschriebenen B. subtilis unterscheiden.

Buchner hat dem gegenüber behauptet, dass der Milzbrandbacillus und der Heubacillus durch Züchtung wechselsweise in einander übergeführt werden können, also Zustände einer und derselben Species seien. Den hierfür erforderlichen streng morphologischen Nachweis hat er nicht geliefert, indem er das Verhalten der Sporen bei der Keimung, welches eines der characteristischen Unterscheidungsmerkmale bildet, für seine Umzüchtungsproducte überhaupt — wenigstens in den publicirten Mittheilungen — nicht berücksichtigt. Seine Umzüchtungen wurden überhaupt in makroskopischen Culturen gemacht, in welchen eine lückenlose Controlirung der Entwicklungscontinuität sowohl

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. VI, p. 287.

wie etwaiger unbeabsichtigter Vermengung differenter Species nicht möglich ist. Seine Ueberführung des virulenten Milzbacillus in den unschädlichen angeblichen Heubacillus geschah durch Cultur bei hoher Temperatur und erhöhter Sauerstoffzufuhr, bei + 36° C. unter stetem Schütteln mit Luft, im Schüttelapparat, in 0,5 % Fleischextractlösung. Bei 25° C. und Ruhe gelang sie nicht. Es handelt sich hiernach offenbar um die Production des Pasteurschen unschädlichen Zustandes, welcher aber noch kein B. subtilis ist. Die Resultate der Umzüchtung im umgekehrten Sinne erscheinen überhaupt nach Buchners Darstellung sehr zweifelhaft. Nach der Festellung des facultativen Parasitismus und des möglichen Wechsels der Virulenz bei B. Anthracis, und nach der weiteren Feststellung, dass bei den Bacterien Species unterschieden werden können und müssen wie bei anderen Organismen, hat übrigens diese ganze Controverse die Bedeutung verloren, welche sie anfangs haben sollte.

Buchner's Umzüchtungen des Heubacillus in Milzbrandbacillus bestanden darin, dass in Heuinfus herangezogene Heubacillen in frischem Blute unter bestimmten Cautelen gezüchtet wurden. Es änderte sich die makroskopische Beschaffenheit der Bacillusmassen im Sinne von Zwischenformen zwischen gewöhnlichem Heu- und Milzbrandbacillus, und in diesem Intermediärcharacter trat auffallender Weise keine Rückveränderung ein, wenn Fleischextractlösung oder Heuaufguss als Nährflüssigkeit substituirt wurde. Mit diesem veränderten Material wurden Infectionsversuche an Mäusen und Kaninchen gemacht; einzelne dieser Versuchsthiere erkrankten und starben am Milzbrand, die überwiegende Mehrzahl aber nicht. Dass die beobachtete Krankheit Milzbrand war, wird von Koch bestritten und dafür behauptet, sie könne die bei Mäusen häufige und von Milzbrand nicht immer leicht zu unterscheidende Erkrankung sein, welche als malignes Oedem beschrieben ist und von einem dem Milzbrand-Erreger auch morphologisch sehr ähnlichen Bacillus hervorgerufen wird. Dieser müsse dann mit dem Heubacillus in die Cultur gekommen sein. Wenn man nun auch die Milzbrandqualität in den erzielten positiven Fällen anerkennt und Koch's Zweifel an derselben unberücksichtigt lässt, so ist hier vor allen Dingen folgendes zu erinnern. Das primäre in die Untersuchung gezogene Material mag zwar gewiss bewusster Weise, zum allergrössten Theil aus Bacillus subtilis bestanden haben; dass aber in einem Heuinfus nicht neben dieser Species auch andere, in der überwiegenden Menge des subtilis zunächst zurücktretende und practisch nicht unterscheidbare Bacillen enthalten sind, dafür ist keine Garantie vorhanden. Es wäre sogar wunderbar, wenn aus einem Material wie Heu, nach einem bestimmten Recepte immer nur der eine B. subtilis rein, ohne Beimengung anderer gewonnen würde, zumal da die anscheinend besonders sichere Procedur des Receptes, das Erhitzen zum Sieden, keine sichere Garantie bietet, weil auch die Sporen anderer Bacterien als des B. subtilis solche Erhitzung ertragen. In dem Heuinfus mag nun der B. subtilis gewiss die Oberhand behalten, die beigemengten Formen ganz zurücktreten. Ob sich aber dies Verhältniss in anderen Nährflüssigkeiten, wie Blut, nicht ändern oder selbst umkehren kann, ob nicht in dem primären Culturmaterial selbst einzelne Anthracis-Sporen enthalten, und erst bei Abänderung der Cultur dazu gelangt sein können, zwischen anderm Bacillus spärliche Mengen infectionstüchtigen Materials zu produciren, durch welches dann zwischen Misserfolgen vereinzelte gelungene Infectionen zu Stande kamen, diese Fragen bleiben nach den vorliegenden Daten ohne sichere Antwort. Andere Zweifel mögen, unter Hinweis auf Koch's Aeusserungen, hier unberücksichtigt bleiben. Für weitere Einzelheiten muss auf die Originalarbeiten selbst verwiesen werden.

Der Milzbrandbacillus wurde deswegen etwas ausführlich besprochen, weil er derzeit das bestbekannte Beispiel für thierbewohnende und krankheiterregende Bacterien ist. Die heutige Pathologie sucht auf Grund älterer Beobachtungen und Experimente, unter denen die Milzbrandstudien selbst

eine hervorragende Stelle einnehmen, und auf Grund von Nägeli's theoretischen Betrachtungen die Infectionskrankheiten der Thiere mit Ausnahme der wenigen pilzerzeugten (S. 104 u. folg.), und manche früher nicht für infectiös gehaltene, auf die Invasion von Bacterien als ihre nächsten Ursachen zurückzuführen. Es wird mit Eifer und auch Uebereifer nach denselben gesucht und manche auch gefunden. Für eine Anzahl der letzteren wie z. B. jene der Wundinfectionskrankheiten, der Erysipelas, des Recurrens warmblütiger Thiere, der Pasteur'schen Hühnercholera, der Schlaffsucht (flacherie) der Seidenraupen sind auch die krankheitserregenden parasitären Eigenschaften genugsam nachgewiesen, wenngleich ihre botanische Bearbeitung noch im Argen liegt. Ueber andere schwebt lebhafte Discussion auf dem Gebiete der experimentellen Pathologie. Bacterien, welche in einem lebenden oder todten Körper vorkommen, brauchen noch nicht Krankheitserreger zu sein, und das Experiment welches hierüber zu entscheiden hat, findet oft sehr grosse Schwierigkeiten. — Auf jenes pathologische Gebiet hier noch weiter überzugreifen würde die innezuhaltenden Grenzen überschreiten. Die erwähnte Discussion sowohl wie die Beurtheilung der anerkannten Fälle kann aber vielleicht einigen Nutzen davon haben, wenn hier noch eine kurze allgemeine Betrachtung an das Milzbrandbeispiel angeknüpft wird. Für die Details sei dabei auf die medicinische Litteratur und auf die Zusammenstellungen von Marpmann und von Zopf, welche allerdings an Vollständigkeit zu wünschen übrig lassen, verwiesen.

Soweit sich nach den vorliegenden Angaben beurtheilen lässt, sind sämmtliche des krankheitserregenden Parasitismus verdächtige oder überführte Bacterien mit einer nachher noch zu besprechenden Ausnahme auch der Vegetation, des »Gezüchtetwerdens« in todter organischer Substanz fähig; manche bilden in dieser saprophytischen Entwicklung vorzugsweise oder ausschliesslich Sporen. Die der letztern Kategorie sind daher gleich dem Bacillus des Milzbrandes facultative Parasiten, die andern vielleicht auch, andernfalls zum mindesten facultative Saprophyten Beide können daher, gleich dem Milzbrandbacillus ausserhalb des lebenden Thieres vegetiren; an welchen Orten bleibt für jeden Einzelfall näher festzustellen. Die Infectionsgefahr gestaltet sich hiernach anders als für den Fall des obligaten Parasitismus.

In ihrer Eigenschaft als Parasiten werden die in Frage stehenden Bacterien ferner nach Species, Rasse, Individuum eine »Wahl« der Wirthe treffen, wie solches vom Milzbrandbacillus ja auch gilt; oder, von der anderen Seite betrachtet, die einen Thierspecies oder Individuen für den Angriff einer Bacterienspecies empfänglich, die anderen unempfänglich sein. Dabei ist von vornherein denkbar, dass letzeres Verhältniss sich individuell ändern kann, ein unempfängliches Individuum z. B. empfänglich werden, etwa in Folge äusserer, auch sonst schädigender oder anscheinend gleichgiltiger Ursachen. Für das thatsächliche Stattfinden solcher Veränderungen liegen Erfahrungen genug vor.

Wie sich die Disposition des Wirthes ändern kann, so kann auch, dem Falle des abgeschwächten Milzbrand-Bacillus zufolge, eine Aenderung in den Eigenschaften, speciell der Virulenz des Parasiten eintreten. Wenigstens kann dieses

für Formen, die besagtem Bacillus nahestehen und um die es sich hier handelt, als allgemeiner möglich angenommen werden. Die Veränderung kann im Sinne des Verlustes und umgekehrt im Sinne der Wiedererlangung der Virulenz vor sich gehen. Es wird sich daher auch ereignen können, dass mit der gleichen Bacterienform verschiedene Infectionsversuche, caeteris paribus verschiedenes Resultat ergeben, die einen positives die anderen negatives. Die grosse Schwierigkeit oder Unmöglicheit, wirklich gleiche Versuchsthiere zu finden, kann wenigstens die scheinbaren Widersprüche noch steigern.

Die Untersuchung des Milzbrandbacillus hat ferner gezeigt, dass die Veränderungen von welchen soeben die Rede war, sich an einer distincten Species im Sinne der beschreibenden Naturwissenschaft vollziehen können, welche Species dabei ihre distincten Speciescharactere innerhalb des ihr zukommenden Variationsspielraumes behält. In solchen Veränderungen liegt daher kein Grund an der Existenz distincter parasitischer Species zu zweifeln. Alle übrigen sicheren Erfahrungen, welche man jetzt hat, lauten übereinstimmend dahin, dass bei den Bacterien überhaupt distincte Species nicht mehr und nicht weniger unterschieden werden können und müssen wie bei anderen Gruppen von Pflanzen oder Thieren, und dass sich die parasitisch-krankheitserregenden in dieser Beziehung nicht anders verhalten wie die übrigen. Nägeli's drastischer Satz: wenn meine Ansicht richtig ist, so nimmt die gleiche Species im Laufe der Generationen abwechselnd verschiedene morphologisch und physiologisch ungleiche Formen an, welche im Laufe von Jahren und Jahrzehnten bald die Säuerung der Milch, bald die Buttersäurebildung im Sauerkraut, bald das Langwerden des Weins, bald die Fäulniss der Eiweisstoffe, bald die Zersetzung des Harnstoffs, bald die Rothfärbung stärkemehlhaltiger Nahrungsstoffe bewirken, und bald Diphtherie, bald Typhus, bald recurrirendes Fieber, bald Cholera, bald Wechselfieber erzeugen[1]) — dieser Satz, resp. die Ansicht von welcher er ausgeht würde schon 1877 nicht ausgesprochen worden sein, wenn sich sein Autor die Formen um die es sich handelt, und gerade die parasitären näher angesehen hätte. Heute, wo die Kenntniss der Thatsachen allerdings noch etwas fortgeschritten ist, kann solche Anschauung nicht mehr festgehalten werden. Gerade in dem Bereich der parasitischen Bacterien haben die Untersuchungen mehr und mehr distincte Species festgestellt und gezeigt, dass bei jeder genauer bekannten parasitären Krankheit auch eine bestimmte Bacterienform als Krankheitserreger auftritt, an deren specifischer Qualität so wenig oder so viel gezweifelt werden kann wie an jener eines grössern Pilzes oder Wurms. Die Behauptung dass es distincte parasitische Bacterienspecies gibt, und dass im allgemeinen jede durch Bacterien verursachte specifische Krankheit auch von einer besonderen Bacterienspecies verursacht wird, ist nicht einfach bequem wie Nägeli meint, sondern die einzige, welche mit den dermalen bekannten Thatsachen in Uebereinstimmung steht.

Wenn eine solche Species wie der Milzbrandbacillus auch saprophytisch vegetirt, so ist so gut wie selbstverständlich, dass sie in todtem Substrat noch andere Zersetzungsprocesse hervorrufen kann wie jene welche die Krankheit

1) Niedere Pilze (1877) p. 64.

des befallenen lebenden Körpers bedingen. Und wenn ferner Krankheiten, deren Verursachung durch Bacterien angenommen wird, »in der Geschichte des Menschengeschlechts eine begrenzte Dauer haben, sich ändern, entstehen und verschwinden«, so ist dieses angesichts der beobachteten Thatsache kein Einwand sondern nur Gegenstand besonderen Erklärungsversuchs auf Grund der beobachteten Thatsachen. Und auf Grund der ebenfalls beobachteten Thatsache, dass sowohl die Menschen als die Bacterienspecies im Laufe der Zeiten manche ihrer Eigenschaften ändern können, die Speciescharactere aber doch beibehalten, kann angenommen werden, dass der Erklärungsversuch im Laufe der Zeit vielleicht gelingt. —

Ob es unter den Bacterien ausser facultativen Parasiten auch obligate, sei es streng obligate sei es wenigstens solche mit eng beschränkter saprophytischer Vegetationsmöglichkeit gibt, ist zweifelhaft. In dieser Richtung wären erstens die eventuellen Erreger streng von Wirth zu Wirth contagiöser Krankheiten, z. B. Pocken zu prüfen. Ausserdem ist hier zu nennen einer der characteristischen und als Krankheitserreger wohl unbestrittensten Parasiten, die im Blute der Recurrenspatienten constant auftretende Spirochaete Obermeyeri. Dieselbe ist mit Erfolg vom Menschen auf Affen übertragbar, aber nicht auf andere zur Untersuchung gezogene Säugethierspecies. Ihre »Züchtung« ausserhalb des lebenden Thierkörpers ist bis jetzt stets ohne positive Erfolge geblieben[1]).

Sehr zweifelhaft ist es, ob der kleine Organismus hieher gehört, der die verderbliche, als Pébrine, Gattine, Flecksucht bekannte Krankheit der Seidenraupe begleitet und, nach Pasteur's Experimenten, verursacht: Nosema Bombycis Nägeli, Panhistophyton Lebert. Man kennt dieses Wesen in Form ovaler oder länglicher, eigenthümlich lichtbrechender, Bacterien ähnlicher Körperchen, welche alle Theile der Raupe und des Schmetterlings dicht durchsetzen können. Man weiss durch Pasteur, dass dieselben, wenn sie einer gesunden Raupe mit dem Futter gereicht werden, in die Darmhäute eindringen, hier erst vereinzelt auftreten und sich dann gewaltig vermehren und in anderen Organen ausbreiten können. Ihre Entwickelung, selbst die Form ihrer gewaltigen Vermehrung, welche durch Zweitheilung geschehen soll, ist aber nach den vorhandenen Angaben gänzlich unklar, so dass wir sie nur mit Pasteur für Organe eines höchst gefährlichen Parasiten erklären können, weitere Aufschlüsse aber von ferneren Untersuchungen erwarten müssen[2]).

Nicht zu verwechseln ist diese Erscheinung mit den unter dem Namen Schlaffsucht (Flacherie) zusammengefassten Erkrankungsformen. Dieselben haben nach Pasteur (l. c.) ihren Grund in Verdauungsstörungen welche zu

---

1) v. Heydenreich, Unters. über d. Parasiten des Rückfalltyphus. Berlin 1877; auch Lachmann im Deutschen Archiv f. klin. Medicin, Bd. 27, p. 52 b.

2) Pasteur, Études sur la maladie des vers à soie. Paris 1870 I, p. 207 ff. Aeltere Litteratur daselbst und:

Frey u. Lebert, in Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich 1856.

De Quatrefages, Mémoires de l'Acad. des Sciences. Tom. XXX (1860).

Leydig, in du-Bois-Reymond's u. Reichert's Archiv, 1863, p. 186.

Hoffmann's mycol. Bericht. Bot. Ztg. 1864, p. 30 u. a.

Stande kommen dadurch, dass die Nahrung im Darm eine Zersetzung oder Fermentation erleidet durch die Wirkung eines (endosporen) Stäbchen-Bacteriums und eines kettenbildenden Micrococcus (M. Bombycis Cohn, Beitr. I, 3 p. 165). Es ist wohl unzweifelhaft — wenn auch noch näherer Untersuchung bedürftig — dass es sich hier um facultative Parasiten handelt.

Litteratur der Bacterien.

Die Bacterienlitteratur ist in den letzten 10—15 Jahren zu einem gewaltigen Umfang angeschwollen. Ich habe mir Mühe gegeben sie kennen zu lernen, will aber nicht behaupten, dass mir dieses vollständig gelungen ist. Zumal auf medicinischem Gebiete ist es derzeit absolut unmöglich, der Hetzjagd der Bacterienstreberei mit wissenschaftlicher Kritik ebenmässig zu folgen. Einfaches Register zu geben liegt nicht in der Aufgabe dieses Buches.

Aus diesen Gründen habe ich erstens vermieden, das medicinische Gebiet mehr zu berühren als nach der gestellten morphologisch-biologischen Aufgabe nothwendig war. Zweitens verzichte ich auf eine complete Aufzählung der Bacterien-Litteratur. Reichhaltige Zusammenstellungen derselben finden sich in folgenden Werken:

A. Magnin, Les Bactéries. Paris 1878.

W. Zopf, Die Spaltpilze, 2. Auflage. Breslau 1884 (aus Schenk's Encyclopädie).

G. Marpmann, Die Spaltpilze. Halle 1884.

Duclaux, Chimie biologique — Band IX der Encyclopédie Chimique von Frémy. Paris 1883 (908 S. 8⁰).

Von Vollständigkeit sind auch die Litteraturangaben der drei letztgenannten Bücher weit entfernt. Mit ihnen und den nachher zu citirenden wird sich aber Jeder zurecht finden und das ihn jedesmal speciell interessirende verfolgen können. Indem ich daher auf dieselben in erster Linie, sodann auf die medicinischen Journale, Jahresberichte und neueren Lehrbücher, endlich auf Just's Botanischen Jahresbericht verweise, beschränke ich mich hier darauf, in Nachstehendem die Hauptquellen anzugeben, welche neben den eigenen Untersuchungen der obigen morphologischen und biologischen Darstellung als Grundlage gedient haben. Einige oben unter dem Texte angegebene Citate, welche sich auf Specialia beziehen, werden hier nicht wiederholt.

1. Allgemeine Bacterien-Litteratur.

L. Pasteur, Examen de la doctrine des gén. spontanées (Ann. Chim. 3. Sér., Tom. 64. Ann. sc. natur. Zoologie. 4. Sér., Tom. 16; im Auszug Flora 1862, p. 355).

——, Études sur le vin. Paris 1866.

——, Maladies des vers à soie. Paris 1870.

——, Études sur la bière. Paris 1876.

Ferner die seit 1858 in den Comptes rendus der Pariser Academie fortlaufenden Mittheilungen Pasteur's, seiner Schüler und Gegner. Als besonders bemerkenswerthe abgerundete Specialarbeit sei hier citirt: S. la choléra des poules, C. rend. T. 90 (1880) p. 239, 952, 1030. — Vgl. auch unten, Milzbrand.

F. Cohn, Unters. über d. Entwickelungsgesch. d. mikroskopischen Algen und Pilze. N. Acta Acad. Leopoldin. Vol. 24, p. 1 (1854).

——, Untersuchungen über Bacterien. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen Bd. I, Heft 2, p. 127, Heft III, p. 141, 208. Bd. II, p. 249. — Koch, Schröter, Eidam, ibid. Bd. I, II. Wernich, Miflet, Mendelsohn, Neelsen, ibid. Bd. III.

L. Cienkowski, Zur Morphologie d. Bacterien. Mém. Acad. St. Petersbourg. Tom. XXV, Nr. 2 (1877).

E. Warming, Obs. sur quelques Bactéries qui se rencontrent sur les côtes du Danemark. Videnskab. Meddelelser fra Nat. Forening Kjobenhavn. 1875—1876.

R. Koch, Zur Aetiologie d. Wundinfectionskrankheiten. Leipzig 1878.
C. v. Nägeli, Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu d. Infectionskrankheiten. München 1877.
——, Unters. über niedere Pilze a. d. pflanzenphysiol. Institut z. München, 1882.
P. van Tieghem, In Bull. d. la Soc. bot. de France. T. 26 (1879) p. 37, 141. — T. 27 (1880) p. 148, 174.
——, Ann. sc. nat. 6. Sér. T. VII. (Leuconostoc).
——, Traité de Botanique p. 1108 ff. (1883).
E. C. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet. I. Kopenhagen 1878—82.
Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze IV.
A. Prazmowski, Unters. über d. Entwickelungsgesch. u. Fermentwirkung einiger Bacterien-Arten. Leipzig 1880. Auch Botan. Zeitung, 1879, p. 409.
A. Fitz, Ueber Spaltpilzgährungen. Berichte d. Deutschen Chemischen Gesellschaft. I. Jahrg. 9 (1876) p. 1348; — II. J. 10 (1877) p. 276; — III. J. 11 (1878) p. 42; — IV. Ibid. p. 1890; — V. J. 12 (1879), p. 474; — VI. J. 13 (1880) p. 1309; — VII. J. 15 (1882) p. 867; — VIII. J. 16 (1883) p. 844; — IX. J. 17 (1884) p. 1188.
W. Zopf, Unters. über Crenothrix polyspora, d. Urheber der Berliner Wassercalamität. Berlin 1879.
——, Zur Morphologie d. Spaltpflanzen. Leipzig 1882.
Kurth, Bacterium Zopfii, Botan. Zeitung 1883.
Mittheilungen d. kais. Gesundheitsamts I. (1881), II. (1884).

2. Milzbrand.

Aeltere Litteratur vgl. O. Bollinger, in Ziemssen, Handb. d. speciellen Pathologie und Therapie Bd. III (1874). Ergänzung dazu b. Pasteur, Comptes rend. 1877. T. 84.
Pasteur, Maladie charbonneuse. Cpt. rend. T. 84 (1877) p. 900.
——, Charbon et septicémie. Cpt. rend. T. 85 (1877) p. 99. Vgl. auch Ibid. Vol. 87, (1878) p. 47 und Bulletin de l'Acad. de Médicine, 1878, p. 253, 497, 737.
——, Chamberland et Roux, Ibid. T. 92 (1881) p. 209, 429, 266 etc.
R. Koch, Die Aetiologie d. Milzbrandkrankheit. Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. II, 277.
——, Mittheilungen a. d. k. Reichsgesundheitsamt. Bd. I.
H. Buchner, in Nägeli, Unters. über niedere Pilze (1882) vgl. oben.
Oemler, Experimentelle Beitr. z. Milzbrandfrage. Archiv f. Thierheilkunde Bd. II—VI.
Archangelski, Beitr. z. Lehre v. Milzbrandcontagium. Centralblatt f. d. medicin. Wissensch. 1883, p. 257.
Roloff, Ueber Milzbrandimpfung u. Entw. d. Milzbrand-Bacterien. Archiv f. Thierheilkunde, Bd. IX (1883) p. 459.

Register.

Namen ohne besonderes Beiwort beziehen sich auf den in der zweiten Abtheilung des I. Theiles, im II. und III. Theile dargestellten Entwickelungsgang der Ordnungen, Gattungen etc., solche mit speciellem Beiworte auf die übrigen Abschnitte des Buches. Ein * hinter der Seitenzahl deutet auf eine Abbildung.

Abrothallus 447.
Abschleuderung der Sporen 77.
Abschnürung der Sporen 73.
Absidia 159, 162, 164.
—— capillata 162, 163.
—— septata 162, 163.
—— Sporenentleerung 89.
Acarospora, Sporenzahl 84.
Achlya apiculata, Keimfähigkeit 368.
—— Braunii 155.
—— Fruchthyphen 49.
—— »Pleomorphismus« 137.
—— polyandra 154, 156.
—— —— Keimung 153*.
—— prolifera 156.
—— —— Keimpflanze 152*.
—— racemosa 156.
—— —— Befruchtung 153*.
—— Schwärmsporen 115, 116.
—— Schwärmsporenbildung 155*.
—— spinosa 154.
—— —— Keimfähigkeit 368.
—— Sporenentleerung 88.
Achlyogeton 151.
—— Schwärmsporen 116.
—— Sporenentleerung 89.
Achorion Schoenleinii, Parasitismus 404.
Acolium ocellatum, Sporenentleerung 105.
Acrasieen 453, 475, 477.
Acrasis 476.
Acrocordia gemmata 267.
—— tersa 267.
Acrogonidien 270.
Acroscyphus, Sporenentleerung 103.
Acrosporen 140.
Acrostalagmus cinnabarinus, Gonidienabschnürung 75.
Acrostalagmus cinnabarinus, Gonidienbildung 70.
—— Keimung 120.
—— Mycelstränge 23.
—— Sporenbau 110.
Actinomyces Bovis, Entwickelung und Parasitismus 406.
Actinomycose 406.
Aecidien 296.
—— Sporenabschnürung 73.
—— Sporenbau 108.
—— Sporenbildung 70.
Aecidiosporen, Keimfähigkeit 369.
Aecidium Sedi 305.
Aethalien 464, 467, 473.
Aethalium 461.
—— septicum 456, 473, 475.
Agaricinen 311, 312, 323, 327, 363.
—— Bau der Fruchtkörper 61.
—— Mycelstränge 23.
—— Schnallen 2, 19.
Agaricus 325.
—— aeruginosus, Mycelstränge 23, 24.
—— androsaceus, Mycelstränge 23.
—— arvalis, Sclerotien 44.
—— balaninus 328.
—— campestris 314.
—— —— Cellulose 8, 14.
—— —— Fruchtentwickelung 313*, 314.
—— —— Kalkauscheidung 12*.
—— —— Mycelstränge 23, 24.
—— cirrhatus 321.
—— —— Sclerotien 33, 40, 42, 44.
—— cyathiformis, Fruchtentwickelung 59.
—— deliciosus 323.
—— dryophilus 321.
—— —— Fruchtentwickelung 58*.

Agaricus dryophilus, Mycelstränge 23.
—— fumosus 328.
—— fusipes 321.
—— —— Sclerotien 44.
—— Fruchtbau 60.
—— Fruchtentwickelung 58*.
—— Gallertmembranen 10, 14.
—— grossus, Sclerotienkeimung etc. 43, 44.
—— Hyphenverklebung 4.
—— laccatus 328.
—— melleus 326, 354, 366.
—— —— Entwickelung des Velums 313*, 314.
—— —— Fruchtanfang 52.
—— —— Gallertmembranen 10.
—— —— Membranen 13.
—— —— Mycelstränge 23, 24, 26*.
—— —— Parasitismus 387, 412.
—— metatus, Mycelstränge 23.
—— —— Cellulosemembran 9.
—— Mycelstränge 23, 24.
—— olearius 323.
—— platyphyllus, Mycelstränge 23, 24.
—— Pluteus 328.
—— praecox 323.
—— —— Mycelstränge 23, 24.
—— racemosus 359.
—— —— Sclerotien 44.
—— —— Sclerotienkeimung 43.
—— —— Verzweigung d. Fruchtkörpers 54.
—— Rotula, Mycelstränge 23, 24.
—— Sclerotien 34.
—— Sporenabwerfung 78.
—— stercorarius, Sclerotienkeimung 43.
—— tuber regium, Sclerotien 44.
—— tuberosus 321.
—— —— Sclerotien 33, 44.
—— —— Sclerotienkeimung 43.
—— variabilis 358, 359.
—— velutipes 321.
—— viscidus 328.
—— volvaceus, Sclerotien 44.
—— vulgaris 359.
—— —— Fruchtbau 61.
—— —— Fruchtentwickelung 58*.
—— —— Lamellenbau 325*.
Aglaospora 263.
—— profusa, Keimung 123.
—— —— Sporenzahl 84.
—— Sporenzahl 85.
Algen, Entwickelungsgang 130.
—— des Flechtenthallus 427.
—— —— heteromeren Flechtenthallus 440.
Algenschicht des Flechtenthallus 434.
Algenzone des Flechtenthallus 434.
Alkoholgährung 292, 384.
Alkoholgährungshefe 288.
Alternaria 248, 273.
—— Sporen 72.
—— Sporenbildung 71*.
Amanita 315, 319, 320, 321, 363, 365.
—— Hyphengeflecht 4.
—— muscaria 315, 317, 321, 323.
Amanita muscaria Cellulose 8.
—— —— Gallertmembranen 10, 14.
—— —— Membranfärbung 11.
—— phalloides, Cellulosemembran 9.
—— rubescens, Fruchtentwickelung 316*.
—— vaginata 318.
—— Wachsthum des Fruchtkörpers 53.
Amöben 478.
Amoebidium parasiticum 184.
Amylobacter Clostridium 491.
Amylocarpus 113.
Amylum 7.
—— bei Bacterien 491.
Anaptychia ciliaris, Apothecium 203*, 204*.
—— —— chemische Eigenschaften 438.
—— —— Sporen 106.
—— —— Thallusbau 435, 437.
Ancylisteen 142, 150, 183.
Ancylistes 150.
—— Closterii 151.
—— —— Parasitismus 387, 422.
Anhängsel der Sporen 110.
Anixia truncigena, Sporenentleerung 104.
Annulus 312.
—— inferus 311.
—— mobilis 315.
—— superus 318.
Anpassung, veränderte 277, 281.
Antheren 329.
Antheridienzweig 214, 218, 258, 259.
Antheridium 218, 329.
Anthina 31.
—— flammea, Cellulosemembran 9.
—— —— Mycelium 31.
—— pallida, Cellulosemembran 9.
—— —— Mycelium 31.
—— purpurea, Cellulosemembran 9.
—— —— Mycelium 31.
Aphanocapsa im Flechtenthallus 428.
Aphanomyces 155.
—— scaber 154.
—— Schwärmsporen 116.
—— Sporenbildung 79, 80
—— Sporenentleerung 88.
Aphthen 405.
Aplanes 155.
—— Braunii 154.
—— Keimfähigkeit 368.
Apogamie 132.
Apothecien 202, 259, 431.
Archicarp, Archicarpium 52, 130, 214, 218, 258, 259.
Arcyria 464, 468, 470, 474.
—— anomala, Capillitium, Spore 471*.
—— cinerea 470, 471, 475.
—— incarnata 468, 470.
—— —— Capillitum, Spore 471*.
—— nutans 468, 470, 475.
—— punicea 459, 460, 468, 470, 475.
—— serpula, Capillitium, Spore 471*.
Areolirung der Sporenmembran 108.
Armilla 318, 323.

Armillaria 314, 320.
Arnoldia, Thallusbau 443, 444.
Arthonia epipasta 448.
—— Thallusbau 441.
—— vulgaris 448.
—— —— Entstehung des Thallus 429.
Arthopyrenia 447.
Arthrobacterium 490, 506.
—— aceti 510, 518, 520.
—— merismopoedioides 507.
—— Pastorianum 492, 510.
—— Zopfii 506.
Arthrobotrys 273.
—— Gonidien 105, 106.
—— oligospora, Fruchthyphen 50*.
—— Sporen 72.
—— Sporenbildung 69.
Arthrosterigmata 260.
Artotrogus 146, 251.
—— Parasitismus 423.
Asci 47, 63, 81, 207.
Ascobolus 205, 214, 215, 223, 251, 254, 258.
—— furfuraceus 242.
—— —— Fruchtkörper 201*, 223*.
—— —— Keimungsbedingungen 376.
—— —— Sporenbau 109, 111.
—— —— Sporenejaculation 91.
—— immersus, Sporenbau 110.
—— Keimung 120.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— pulcherrimus, Sporenejaculation 92.
—— sexdecimsporus 84.
—— Sporenbau 113.
—— Sporenejaculation 91, 92.
—— —— Stäubung 98, 99*.
—— Sporenentwickelung 83.
—— Sporenzahl 84.
Ascochyta 273.
Ascodesmis 202, 217, 240.
Ascogon 214, 230.
Ascomyceten 130, 200, 308.
—— Entwickelungsgang 242.
—— als Flechtenpilze 426.
—— Fruchtanfang 52.
—— Fruchtbau der endophyten 60.
—— Fruchtentwickelung 213.
—— Haare 62.
—— Keimfähigkeit 374.
—— Keimung 124.
—— Mycelstränge 23.
—— Organe, functionslose 277.
—— Sporen, zusammengesetzte 105.
—— unvollständig bekannte 257.
—— Wirthverlassen 417.
—— zweifelhafte 142, 284.
Ascomycetenreihe 130, 142, 364.
Ascophora elegans, Resistenz d. Sporen 372.
Ascosporen 63, 140, 251.
—— Entwickelung 81.
—— Keimfähigkeit 368.
Ascotricha 228.
Ascus 63.
Ascus suffultorius 65.
Ascusapparat 201.
Aseroe 337, 350.
—— rubra, Fruchtkörper 350*.
Aserophallus 337, 350*, 351.
Aspergillus 273, 277.
—— albus, Vegetationsbedingungen 379.
—— clavatus 273.
—— —— Mycelhäute 22.
—— —— Vegetationsbedingungen 379.
—— flavescens, Parasitismus 397.
—— flavus 277.
—— —— Keimfähigkeit 370, 373.
—— —— Parasitismus 397.
—— Fruchthyphen 48.
—— Fruchtkörper, sclerotienartige 45.
—— fumigatus, Keimfähigkeit 370.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Parasitismus 385, 397.
—— glaucus, Parasitismus 397.
—— Keimfähigkeit 374.
—— niger 223, 278.
—— —— Fermentausscheidung 381.
—— —— Mycelhäute 22.
—— —— Parasitismus 397.
—— —— Vegetationsbedingungen 379.
—— —— Wirkung auf d. Substrat 384.
—— ochraceus, Vegetationsbedingungen 379.
—— Parasitismus 387, 397.
—— purpureus 223.
Assimilation v. Kohlensäure durch Bacterien 518.
Athelia 23.
Atichia 447.
Atractium 273.
Auricularia 364.
—— Auricula Judae 330.
—— —— Basidien 329*.
—— —— Sporenbildung 66*.
—— mesenterica, Fruchtbau 62.
—— sambucina 330.
Aussenhaut der Sporen 107.
Aussenhülle der Ascomycetenfrüchte 202.
Autoecie 415.
Azygites 162.
Azygosporen 162, 171.

Bacidia 242.
Bacillus 490, 494, 496, 506, 511.
—— Anthracis 503, 504*, 515, 516, 518, 521.
—— butylicus 515, 519.
—— butyricus 491, 497, 499, 518.
—— erythrosporus 498.
—— Megaterium 499, 500*.
—— subtilis 494, 499, 504*, 505, 515, 516, 518, 525.
—— virens 491.
Bacteridium 496.
Bacterien 490.
—— aerobiotische 518.
—— anaerobiotische 518.
—— arthrospore 496, 506.

Bacterien, endospore 496.
—— Entwickelungsgang 496.
—— Keimungsfähigkeit 514.
—— Kohlensäure-Assimilation 518.
—— Lebenseinrichtungen 514.
—— parasitische 519, 520, 526.
—— Resistenz der Sporen 515.
—— saprophytische 519, 526.
—— Sporenbildung 496.
—— Verwandtschaftsverhältnisse 512.
—— Zellformen 494.
Bacteriopurpurin 491.
Bacterium 490, 494, 506, 511.
—— butyricum 515.
—— chlorinum 491, 518.
—— cyanogenum 494.
—— merismopoedioides 507.
—— Pastorianum 492.
—— spectabile 499.
—— Termo 517.
—— viride 491.
—— Zopfii 506, 515.
Bactrospora, Sporenzahl 84.
Baeomyces 216.
—— roseus 240.
Balsamia 211.
Basidien 47, 65, 309, 326, 329.
—— definitive 330.
—— primäre 330.
—— secundäre 330.
—— sterile 326.
Basidiomyceten 130, 142, 309.
—— angiocarpe 363.
—— Entwicklungsgang und Verwandtschaften 353.
—— gymnocarpe 312.
—— Keimporen 109.
—— Schnallen 2, 19.
—— Sporenbildung 65, 67, 72.
Basidiosporen 364, 365.
—— Keimfähigkeit 368.
Basidium 63, 65.
Basidiuminitiale 330.
Battarea 335, 341.
—— Capillitium 8.
—— Membranverdickungen 8.
—— Steveni 341.
—— —— Capillitiumfaser 342*.
Befruchtungsschlauch 145.
Beggiatoa 491, 495, 513, 515.
—— alba 507, 509*, 510*.
—— roseo-persicina 491, 510, 512.
Begleitfäden 233.
Bierhefe 289.
Bion 133.
Biontenwechsel 134.
Blastema 431.
Blastenia 242.
—— ferruginea 242.
Blüthenpflanzen, Entwickelungsgang 131.
Boletus 311, 312, 328, 362.
—— Bläuung an der Luft 16.
—— edulis 325.
Boletus elegans 320.
—— Gallertmembranen 10, 14.
—— luteus 320.
—— Membranfärbung 11.
Borsten der Fruchtkörper 62.
Botryosporium, Sporenbildung 67.
—— Thallus 1.
Botrytis 273.
—— Bassii 273.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Parasitismus 389, 402.
—— —— Sporenbildung 69*, 70.
—— cinerea 243, 258, 273, 275.
—— —— Fruchthyphen 50.
—— —— Gonidienträger 50.
—— —— Haftorgane 22.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Membran 13.
—— —— Resistenz der Sporen 372.
—— —— aus Sclerotium entwickelt 40, 44.
—— —— Thallus 1.
—— —— Zellkern 7.
—— erythropus aus Sclerotien 44.
Bovista 11, 333, 335, 339, 340.
—— plumbea, Capillitium 13, 339*.
—— Sporenbildung 68.
Brachycladium 273.
Brutbecherchen 437.
Brutknospen, Brutknöspchen 134, 431, 446.
Brutzellen 134, 139, 167.
—— der Flechten 448.
Bryopogon divergens, Incrustationen 439.
—— jubatus 267.
—— —— Farbstoff 438.
—— ochroleucus, Incrustationen 439.
—— sarmentosus, Incrustationen 439.
—— Soredien 446, 447.
—— Thallusbau 435, 437.
—— Vertheilung der Algen im Thallus 434.
Bulbillen 134, 284.
Bulbus 316.
Bulgaria, Gallertmembranen 10, 14.
—— inquinans, Keimung 124.
—— —— Sporenejaculation 98.
—— sarcoides 262.
—— —— Sporenejaculation 92.
—— Sporenejaculation 95.
Bursulla crystallina 481.
Byssaceae 433.
Byssocaulon niveum, Thallusbau 442.
Byssus 31.

Caeoma 305.
—— Evonymi 305.
—— Mercurialis 305.
—— pinitorquum, Sporenbau 108.
Calathiscus 337.
Calcareae (Calcareen) 456, 462, 468, 470, 475, 483, 486.
Calciumoxalat 11*.
Callopisma 242.

Calocera 310, 329.
—— Fruchtbau 61.
—— Gallertmembranen 13.
—— Sporenbildung 67.
—— Verzweigung d. Fruchtkörpers 54.
Calosphaeria biformis 259.
—— princeps 262.
—— Sporenzahl 85.
—— verrucosa, Sporenzahl 84.
Calothrix im Flechtenthallus 428.
Calycieen, Sporenentleerung 103, 105.
Cantharellus 311, 321.
—— infundibuliformis, Fruchtentwicklung 59.
Capillitium 209, 335, 338.
—— der Mycetozoen 464, 470.
Carpogon 230.
Carposporen 139, 251, 365.
Catopyrenium, Thallusbau 436.
Cauloglossum 343.
—— transversarium 335.
Celidium 447.
Cellulose bei Bacterien 493.
—— —— Mycetozoen 461, 475, 476.
Cellulosemembran 8.
Cellulosereaction 14.
Cenangium Frangulae 263.
—— fuliginosum, Sporen 107.
Cephalodien 440.
Cephalosporium 359.
Cephalotheca tabulata, Sporenentleerung 104.
Cephalothecium 273.
Ceratien 455, 459, 467, 483.
Ceratium hydnoides, Fruchtkörper-Entwicklung 465*, 466*.
—— porioides, desgl. 466*, 467.
Ceratonema 31.
Cetraria islandica, chemische Eigenschaften 438.
—— —— Farbstoff 438.
—— —— Flechtenstärke 11.
—— —— Thallusbau 435.
—— straminea, Incrustationen 439.
Chaetocladieen 160, 164.
Chaetocladium 127, 159, 161, 162, 163, 164, 166, 167.
—— Fresenii 163.
—— Jonesii 163.
—— —— Haustorien 21.
—— Keimungsbedingungen 376.
—— Parasitismus 386, 414.
Chaetomium 208, 228, 264, 281.
—— fimeti 208.
—— —— Sporenentleerung 104.
—— Haare 62.
—— Harzausscheidung 11.
—— Keimung 120.
—— Sporenentleerung 104.
Chaetostylum 164.
Chalara 289.
—— Mycoderma 288.
Chalaraform 271.
Cheilaria 273.
Chiodecton nigrocinctum, Thallusbau 442.
Chionyphe Carteri 407.
Chlamydosporen 166, 270, 360.
Chlorangium Jussuffi, Kalkoxalat 439.
Chlorophyll 7.
—— bei Bacterien 491, 499, 513.
Chlorosplenium aeruginosum, Farbstoff 15.
Choanephora 163, 165, 166.
Cholera der Hühner 510, 526.
Chondrioderma 483.
—— difforme 455, 460, 467, 475, 487.
—— floriforme 474.
—— Keimung, Plasmodienbildung 456*, 457*.
Chroococcaceen 513.
—— im Flechtenthallus 428.
Chroococcus im Flechtenthallus 428.
Chroolepus im Flechenthallus 427.
—— umbrinum 428*.
Chromidien 448.
Chrysochytrium 180.
Chrysomyxa 299, 304, 364.
—— Abietis 307.
—— Keimfähigkeit 370, 374.
—— Ledi 306.
—— —— Parasitismus 417.
—— Rhododendri 306.
—— —— Keimung, Teleutosporenlager 307*.
—— Parasitismus 417.
—— —— Sporenabschnürung 76*.
—— —— Sporenbau 108*.
—— —— Sporenkette 297*.
—— Sporenabschnürung 73.
—— Sporenbau 108*.
—— Sporenbildung 70.
Chytridieen 142, 172, 479, 514.
—— Keimfähigkeit 370.
—— Parasitismus 386, 389, 390, 392, 415, 424.
—— Ruhezustand der Sporen 370.
—— Schwärmsporen 115, 116, 117.
—— Sporenentleerung 87.
—— Thallus 5.
—— zweifelhafte 183.
Chytridium Brassicae 174.
—— macrosporum 173.
—— Mastigotrichis 174.
—— Olla 173, 174.
—— —— Fortpflanzung 177*.
—— roseum 173.
—— vorax 174.
—— —— Schwärmsporen 115.
Cicinnobolus 267, 273, 274.
—— Cesatii, Pycniden 268*.
Cilien 115, 493.
Circinella 164.
Cladochytrien 178, 182.
Cladochytrium 183, 198.
—— Iridis, Fortpflanzung 179*.
—— —— Schwärmsporen 116*.
—— Keimung 118.

Cladochytrium Menyanthidis 179.
—— Sporenbildung 65.
Cladonia 216, 241.
—— Cellulose 14.
—— decorticata 241.
—— furcata, Algen des Thallus 427*.
—— Novae Angliae, Spermatien 229*.
—— Papillaria 240.
—— Podetien 432.
—— pyxidata 241.
—— rangiferina 241.
—— —— Thallusbau 435.
—— Thallusbau 435, 436.
Cladosporium 273.
—— dendriticum, Parasitismus 423, 424.
—— herbarum 249, 274.
—— —— Gonidienbildung 71.
—— Sporen 72.
Cladothrix 493, 494, 495, 507, 510.
Clathrocystis 510.
Clathrus 346.
—— cancellatus 337.
—— —— Fruchtkörper 349*.
—— hirudinosus 337.
—— Mycelstränge 24.
Clavaria, Fruchtkörper 51.
—— juncea, Cellulosemembran 9.
—— minor, Sclerotium 44.
—— Verzweigung des Fruchtkörpers 54.
Clavarieen 310, 311, 327.
—— Fruchtkörperbau 61.
Claviceps 201, 207, 208, 216, 255, 259, 265, 266, 269, 281.
—— Bau des Ascus 103.
—— Cellulose 14.
—— Fett 7.
—— Fruchtanfang 52.
—— Gonidienbildung 70, 75.
—— Gonidienträger 37.
—— microcephala, Sclerotium 44.
—— Mycelium, secundäres 48.
—— nigricans, Sclerotium 44.
—— Parasitismus 389, 395, 414, 418.
—— purpurea 239
—— —— Fruchtentwickelung 246*, 247*.
—— —— Keimung der Sclerotien 40*, 41.
—— —— Parasitismus 385.
—— —— Sclerotien 38*, 44.
—— pusilla, Sclerotien 44.
—— Ruhezustand 39.
—— Sclerotien 31, 32, 35, 37, 38*, 42.
—— Sporen 107.
—— Wirthverlassen 417.
Clitocybe 321.
Clostridium 494, 496.
—— butyricum 491, 497.
Coccobacteria septica 511.
Coccocarpia molybdaea, Algen des Thallus 440.
Coemansia 168.
Coenogonium confervoides, Thallusbau 442.
—— Linkii, Thallusbau 441*, 442.
Coleosporium 303, 304, 364.
—— Campanularum 305.
—— Keimfähigkeit 370.
—— Senecionis, Parasitismus 417.
—— Sporenabschnürung 73.
—— Sporenbildung 70.
Collema 214, 242, 230, 250, 257, 258, 259, 261.
—— cheilum, Sporenzahl 84.
—— microphyllum, Befruchtung 230*.
—— —— Fruchtentwickelung 232*.
—— Soredien 446.
—— Thallusbau 443.
Collemaceen 214, 229, 250, 254, 279, 433.
—— Thallusbau 442.
Collenchym 340, 353.
Collybia 321.
Colpodella 482.
Columella 164, 188, 468, 472.
Colus 337.
—— hirudinosus, Receptaculum 350*.
Comatricha 472.
Completoria complens 172.
—— Parasitismus 389, 391, 422.
—— Sporenabschleuderung 78.
Conferven im Flechtenthallus 427.
Conidien 139, 141.
Conidiobolus utriculosus 172.
Conidium 141.
Conoplea 273.
Coprinus 314, 319, 320, 326, 327, 328, 329, 331, 354, 356.
—— comatus 331.
—— ephemeroides 314, 319, 320, 357.
—— ephemerus 321, 327.
—— Fruchtkörper 52.
—— Fruchtkörperwachsthum 53.
—— Hyphenverklebung 4.
—— Keimfähigkeit 369.
—— Keimporus 109.
—— Keimung 120.
—— Keimungsbedingungen 375, 376.
—— lagopus 314, 219.
—— —— Gonidien 357*.
—— Lebensweise 383.
—— micaceus 319, 328, 331.
—— —— Fruchtentwickelung 315*.
—— —— Hymenium 327*.
—— Mycelium, secundäres 48.
—— niveus, Sclerotien 44.
—— Schnallen 3.
—— Sporenabgliederung 68.
—— Sporenabschleuderung 78.
—— stercorarius 319, 354, 357.
—— —— Sclerotien 32, 34, 36, 37, 40, 41, 44.
—— —— Sclerotienkeimung, 41, 44.
—— —— Sporenabschleuderung 78.
—— Wachsthumsdauer 54.
Coprolepa, Sporenbau 110.
Copulation bei Ascomyceten 214.

Copulation bei Ustilagineen 192, 195, 199.
—— bei Zygomyceten 157.
Copulationszellen 157, 160.
Cora Pavonia, Thallusbau.
Corallofungus 31.
Cordyceps 201, 207, 248.
—— Bau des Ascus 103.
—— capitata 239.
—— cinerea, Parasitismus 385.
—— Fermentausscheidung 381.
—— Fruchtkörperwachsthum 53.
—— Gonidienbildung 70.
—— militaris 239, 273, 274, 275, 394.
—— —— Gonidien, Keimung 399*.
—— —— Parasitismus 385, 388, 398.
—— Sporenejaculation 101.
—— ophioglossoides 239.
—— Parasitismus 389, 394, 398.
—— sphecocephala 394.
—— Sporenejaculation 102.
Coremium 51.
Cortex 209.
Corticalschicht des Fruchtkörpers 61.
Corticium 310, 328.
—— amorphum 326.
—— —— Sporenbau 108, 109.
—— —— Sporenbildung 68*.
—— —— Sporenhaut, chemisches Verhalten 113.
—— —— Sporenreife 72.
—— calcareum, Kalkausscheidung 12.
—— calceum, Sporenbildung 68.
—— dubium 360.
—— quercinum 332.
—— —— periodisches Wachsthum 60.
Cortina 314.
Coryneum 273.
—— Sporen 72.
Craterium 467.
Crenothrix 493, 494, 495, 508, 515.
—— Kühniana 507, 508*.
Crepidotus 358.
Cribraria 468, 470.
Cribrarieen 459, 483.
—— Keimungsversuche 453.
Cronartium 303.
—— Keimfähigkeit 370.
—— Parasitismus 417.
Crucibulum 336, 345, 354.
—— vulgare 343.
—— —— Fruchtentwickelung 344*, 345*.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Membranen 13.
Cryptospora, Sporenzahl 84.
—— suffusa 259.
Ctenomyces 223.
Cucurbitaria 240, 266.
—— elongata 267, 269.
—— Laburni 267 ,269, 280.
—— —— Keimung 123.
—— —— Sporenejaculation 102.
—— —— Sporenentwickelung 84.
Cucurbitaria macrospora 265.
—— —— Gonidienlager 266*.
—— —— Keimung 123.
Cutis 61.
Cyathus 336, 345, 346, 354.
—— Schnallen 2.
—— striatus 346.
Cyclomyces 311.
Cylindergonidien 399.
Cylindrosporium 273.
Cyphella 310.
Cyphellen 347.
Cysten 460.
—— derbwandige 460.
Cystiden 326.
Cystococcus im Flechtenthallus 427, 428*.
—— viridis 427*.
Cystocoleus ebeneus, Thallusbau 441*, 442.
Cystopus 149, 252.
—— Bliti, Parasitismus 420.
—— candidus 146, 149.
—— —— Befruchtung 147*.
—— —— Gonidien 149*.
—— —— Haustorien 21*.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Keimung 147*, 149*.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Parasitismus 418, 420.
—— cubicus, Gonidienabschnürung 74.
—— Entwickelung 145.
—— Gonidienabschnürung 70*, 74*.
—— Gonidienlager 51.
—— Parasitismus 390, 415.
—— Portulacae, Gonidienabschnürung 70*, 74*.
—— —— Keimfähigkeit 374.
—— —— Parasitismus 385.
—— —— Sporenreife 72.
—— Schwärmsporen 115.
—— Sporenbau 115.
—— Sporenbildung, endogene 78.
Cytispora 272.
Cytisporeen 272.
Cyttaria 201.
—— Gallertmembranen 10, 14.

Dacryomitra 310, 329.
Dacryomyces 310, 329, 330, 354, 356.
—— deliquescens 356.
—— Gallertmembranen 14.
—— Sporenbildung 67, 68.
Dactylium 270.
—— macrosporum, Membranfärbung 9.
—— Sporenbildung 69*.
—— Tüpfel 14.
Dactylococcus im Flechtenthallus 427.
Daedalea 311.
—— Hyphengeflecht 4.
—— Membranen 13.
—— quercina, Cellulose 8, 14.

Daedalea, Mycelhäute 23.
—— Verkorkung der Membranen 9.
Dauergonidien 155.
Dauermycelien 249, 266.
Dauersporangien 156.
Dauersporen 370.
—— der Bacterien 497.
Delastria 210.
Dematieen, Membran 13.
—— Sporen 72.
Dematium 31, 273.
—— herbarum, Gonidienbildung 71.
—— Keimung 124.
—— pullulans, Sprossung 293*.
Dendryphium 273.
Dermatea amoena 263.
—— carpinea 263.
—— Coryli 263.
—— dissepta 263.
Dermatocarpon 208.
Diachea 467, 470.
—— elegans 456.
Diatrype 201, 207, 236, 260.
—— quercina, Spermogonien 261*.
—— —— Sporenzahl 84.
—— Sporenzahl 85.
—— verrucaeformis, Sporenzahl 84.
Dictydium 459, 464, 468.
Dictyonema, Thallusbau 445.
Dictyostelium 476, 486.
Dictyuchus 155.
—— clavatus 156.
—— —— Sporenbildung 80.
—— monosporus, Sporenbildung 80.
—— Schwärmsporen 116.
—— Sporenbildung 79.
Diderma 467, 469.
Didymium 463, 470, 475, 483.
—— difforme 460, 461, 462.
—— farinaceum 470.
—— leucopus 455, 456, 461, 470.
—— —— Plasmodium 457*.
—— —— Sporangium 468.
—— Libertianum 455, 475.
—— nigripes 470.
—— physaroides 470.
—— praecox 455, 456, 460.
—— serpula 456, 457, 458, 461, 462, 463, 467, 469, 487.
—— squamulosum, Sporangium 468*.
Dimargaris cristalligena 168.
Diplodia 267, 273.
—— Harzausscheidung 11.
—— Keimung 120.
Discocarpien 202.
Discomyceten 201, 202, 204.
—— als Flechtenpilze 426.
—— Glycogen 6.
—— Sporenejaculation 91, 92, 95.
—— Stäubung der Sporen 96.
Discus 202.
Dispira cornuta 168.
Dissepiment 324.
Doassansia 187.
Dothidea 207.
—— Melanops 267.
—— Ribesia, Keimung 124.
—— Sambuci, Sporenzahl 85.
—— Zollingeri 265.

Ei, Eizelle 130, 143.
Ejaculation der Sporen 90.
Einschlag 324.
Eisensalze im Flechtenthallus 439.
Elaphomyces 209.
—— Asci 81.
—— granulatus 209.
—— Keimungsbedingungen 377.
—— Mycelstränge 23, 24.
—— Sporenentleerung 87, 104, 105.
—— Sporenentwickelung 86.
—— Sporenzahl 85.
Empusa 170.
—— Grylli 172.
—— macrospora 170.
—— Muscae 170, 171.
—— Sporenabschleuderung 77.
Encarpien 18.
Enchylium, Thallusbau 444.
Endocarpon 207, 208.
—— miniatum 241.
—— monstrosum, Kalkoxalat 439.
—— pusillum 242.
—— —— Algen des Thallus 440.
—— —— Bau des Thallus 437.
—— —— Entstehung des Thallus 430.
—— —— Hymenialalgen 430, 432.
—— —— Keimung 429*.
—— —— Sporenzahl 84.
Endomyces 366.
—— decipiens 288.
Endophyllum 300, 304, 308.
—— Euphorbiae 304.
—— —— Parasitismus 391, 395, 419.
—— Sempervivi 300, 304.
—— —— Keimung 301*.
—— —— Parasitismus 419.
Endophyten 386.
—— Verhalten zur lebenden Zelle 422.
Endopyrenium, Thallusbau 435, 436.
Endosporium 107.
Enerthenema 472.
Entomophthora 170.
—— curvispora 170, 171.
—— ovispora 170, 171.
—— »Pleomorphismus« 137.
—— radicans 170, 171.
—— Sporenabschleuderung 77.
—— Sporenbildung 66.
Entomophthoreen 142, 170, 198.
—— Parasitismus 389, 394, 398.
Entwickelungsgang der Pilze 128.
—— der Bacterien 496.
Entyloma 186, 188, 191, 193, 194, 195, 196.
—— Calendulae, Keimung 189*.

Entyloma Calendulae, Parasitismus 418.
—— Magnusii 193.
—— Parasitismus 388.
—— Ranunculi 194, 195.
—— serotinum 195.
—— Sporenbildung 65.
—— Ungerianum, Keimung 189*.
Ephebe pubescens 262.
—— —— Thallusbau 443*.
—— Thallusbau 442.
Epichloe 201, 207, 208, 216, 239, 265, 266, 269, 281.
—— Fruchtbau 60.
—— Gonidienabschnürung 75.
—— typhina, Bau des Ascus 103.
—— —— Gonidienbildung 70.
—— —— Parasitismus 385, 414, 420, 421.
Epinastie der Agaricinenhüte 59, 312.
Epiphragma 345.
Epiphyten 386.
Epiplasma 82.
Episporium 107.
Eremascus 202, 251, 252, 254, 256, 257.
—— albus 242.
—— —— Entwickelung des Ascus 213*.
Ergot 35.
Ernährungs-Adaptation 381.
Erysipelas 526.
Erysiphe 219, 251, 252, 256, 258, 259, 266, 377.
—— Aceris, Parasitismus 424.
—— Asci 81.
—— communis, Keimungsbedingungen 377.
—— Galeopsidis 219.
—— —— Keimungsbedingungen 377.
—— graminis 219.
—— —— Haustorien 20.
—— —— Keimungsbedingungen 377.
—— guttata, Parasitismus 385, 424.
—— —— Sporenzahl 84.
—— Haare 62.
—— Parasitismus 386, 390.
—— spiralis 245.
—— Sporenentleerung 92.
—— Sporenzahl 84, 85.
—— Tuckeri, Haustorien 21*.
Erysipheen 208, 214, 215, 217, 244, 254, 265.
—— Gonidienbildung 70.
—— Haustorien 20*.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— Mycelium 20*.
—— Parasitismus 415, 422.
—— Sporenentleerung 91.
Essigmutter 493, 495, 519.
Essigmutterpilze 510.
Euchytridien 177.
Eurotium 208, 214, 219, 245, 251, 254, 256, 257, 258, 266.
—— Asci 81.
—— Aspergillus glaucus, Gonidienbildung 70*.
—— —— Parasitismus 397.
—— —— Vegetationsbedingungen 379.
Eurotium, Farbstoffaufnahme 15.
—— Fruchthyphen 48.
—— Fruchtkörper 52.
—— Gonidienabschnürung 75.
—— Harzausscheidung 11.
—— Keimfähigkeit 374.
—— Parasitismus 397.
—— repens, Fruchtentwickelung 220*.
—— —— Parasitismus 397.
—— —— Vegetationsbedingungen 379.
—— Sporenbau 107.
—— Sporenbildung 65.
—— Sporenentleerung 87, 104, 105.
Eusynchytrium 180.
Eutypa 207, 236.
—— Sporenentleerung 104.
Evernia flavicans, Thallusbau 436.
—— furfuracea, Farbstoff 438.
—— —— Thallusbau 437.
—— Soredien 446.
—— Thallusbau 435.
—— vulpina, Incrustationen 439.
—— —— Thallusbau 436.
Excipulum 100, 202, 231, 242.
Exidia 310, 330.
—— Gallertmembranen 14.
—— recisa 362.
—— spiculosa, Basidien 329*.
—— —— Sporenbildung 66*.
Exoascus 284, 286.
—— alnitorquus 287.
—— aureus 287.
—— bullatus 288.
—— deformans 287.
—— epiphyllus 287.
—— Keimung 124, 125.
—— Parasitismus 395, 414, 420, 423.
—— Populi 288.
—— Pruni 287.
—— —— Fruchtanfang 52.
—— —— Parasitismus 423.
—— —— Sporenejaculation 92, 98.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— Sporenbau 107.
—— Sporenejaculation 95.
—— Sporenzahl 84.
—— Ulmi 287.
Exoascusgruppe 291.
Exobasidium 293, 310, 353, 356.
—— Lauri, Parasitismus 396.
—— Parasitismus 414.
—— Vaccinii, Parasitismus 389, 396.
Exosporium 107, 273.
—— Sporen 72.
—— Tiliae, Keimung 123.

Faden 1.
Fadenpilze, Thallus 1.
Farbstoffe 15.
—— der Bacterien 491, 493.
—— des Fettes 7.
—— der Flechten 438.

Farbstoffe der Mycetozoen 457, 469.
Farne, Entwickelungsgang 130.
Faulen des Obstes 408.
Fäulnissbewohner 381, 383.
Fäulnissprocesse durch Bacterien 520.
Favolus 311.
Favus 404.
Fermentabscheidung 381, 487.
Fett 7.
Fetttropfen in Sporen 114.
Fibrillaria 31.
Filzgewebe 5.
Fistulina 325.
—— hepatica 323, 326, 359.
Flacherie 526, 528.
Flagellaten 479, 513.
Flechten 426.
—— Historisches 448.
—— Pseudoparenchym 3.
—— Thallus 1.
Flechtenfarbstoffe 438.
Flechtenfrüchte 241.
Flechtenpilze 201, 203, 267, 279 (vgl. auch Lichenenpilze).
—— Gallertmembranen 10.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— Lebensweise 425.
—— Parasitismus 386, 393, 394.
—— Resistenz der Sporen 371.
—— Sporenejaculation 99.
Flechtensäuren 11, 439.
Flechtenstärke 11.
Flechtenthallus 63.
—— Bau 431.
—— Beschaffenheit, chemische 438.
—— Entstehung 428.
—— epiphloeodischer 433.
—— heteromerer 433.
—— homoeomerer 433.
—— hypophloeodischer 432.
—— krustenartiger 432.
—— laubartiger 432.
—— strauchartiger 432.
—— unterrindiger 432.
—— Wachsthum 431.
Flecksucht der Seidenraupen 528.
Fliegenschwamm 323.
Formgenera 129, 496, 511.
Formspecies 129, 496, 511.
Froschlaich 506.
Frucht 130.
Fruchtanfang 130.
Fruchtfäden 48.
Fruchthyphen 48.
Fruchtkörper 48, 50, 200, 312.
—— Bau 60.
—— Entwickelung 52.
—— der Ustilagineen 186.
Fruchtlager 51.
Fruchtprimordien 215, 233, 237.
Fruchtscheibe 202.
Fruchtschicht 51.
Fruchtträger 18, 47.
Fructification 130.
Fuligo 455, 457, 458, 461, 462, 464, 474, 483, 484, 485, 487.
—— varians 456, 473, 475.
Fumago 266, 267, 270, 271, 274, 275, 293.
—— Gonidienbildung 71.
—— salicina 265.
Funiculus 346.
Fusarium heterosporum, Resistenz der Sporen 372.
Fusisporium 270, 273.
—— Solani 266.
—— Sporen 72.

Gährungen durch Bacterien 520.
—— —— Pilze 384.
Gallen 396.
Gallertanhängsel der Sporen 110.
Gallertfilz 10.
Gallertgewebe 10.
Gallerthüllen der Bacterien 492.
—— der Sporen 110.
Gallertmembranen 13.
—— der Bacterien 492.
—— der Sporen 110.
Gameten 130, 157, 160.
Gastromyceten 309, 332, 362.
—— Fruchtbau 61.
—— Fruchtentwickelung 53.
—— Fruchtkörper 52.
—— Gallertmembranen 10.
—— Keimungsbedingungen 377.
—— Membranen 13.
—— Sporenbildung 67*.
Gattine 528.
Gautieria 332, 362.
Geaster 333, 334, 335, 338, 339, 340.
—— Capillitium 13.
—— coliformis 338.
—— —— Capillitiumfaser 339*.
—— fimbriatus 338, 340, 341.
—— fornicatus 338, 340, 341.
—— hygrometricus 333, 334, 338, 339, 340, 341.
—— —— Fruchtkörper 341*.
—— —— Gallertmembranen 10, 13.
—— —— Sporenbildung 67*.
—— mammosus 338, 341.
—— rufescens 341.
—— tunicatus 334.
Geisseln 115, 493.
Geminella Delastrina 188, 194.
Gemmen 64, 65, 166, 167, 249, 353, 355, 356.
Genabea 210, 212.
Genea 212.
—— Mycelstränge 23.
—— Sporenbau 107.
Generationswechsel 133.
Geoglossum 204.
—— hirsutum, Sporenentwickelung 83.
—— Sporenejaculation 92.

Geoglossum, Sporenentwickelung 83.
Gewebe, intralamelläres 324.
—— subhymeniales 324.
Gleba 209, 333.
Gloeocapsa im Flechtenthallus 427*, 428.
Gloeosporium 273.
Glycogen 6, 83.
Gnesiolichenes 433.
Gomphidius 321.
Gonatobotrys 273.
—— Fruchthyphen 50.
—— Gonidien 105.
—— Sporenbildung 67.
Gonidien 47, 63, 139, 141, 194, 195, 258, 264, 356, 359, 364, 365.
—— accessorische 157, 166.
—— der Flechten 448.
—— Keimfähigkeit 368.
Gonidienschicht 448.
Gonidienträger 47, 265.
Gonionema, Thallusbau 442.
Gonoplasma 145.
Granulose bei Bacterien 491, 497.
Graphideen, Entstehung des Thallus 429.
—— Soredien 46.
—— Thallus, unterrindiger 432.
—— Thallusbau 441.
Graphiola 187.
Graphis scripta, Entstehung des Thallus 429.
—— —— Algen des Thallus 428*.
—— Thallusbau 441.
Graphium 30, 273.
Grünfäule des Holzes 15.
Guepinia 310, 329.
—— contorta, Fruchtbau 62.
—— Gallertmembranen 14.
—— helvelloides 310.
Guttulina 478.
—— protea 476, 478.
Guttulinen 476.
Gymnoascus 214, 215, 223, 242, 251, 254.
Gymnomyceten 272.
Gymnosporangium 301.
—— Parasitismus 416.
—— Sabinae 298.
Gyrocephalus 310.
Gyrophora 205, 260.
—— cylindrica, Spermogonien 229*.

Haare der Fruchtkörper 62.
Haargeflecht 335, 470.
Haematomma ventosum, Thallusbau 435, 436.
Haftorgane 48.
Hals der Perithecien 206.
Hapalocystis mirabilis 184.
Haplomyceten 272.
—— Thallus 1.
Haplotrichum 273.
—— Fruchthyphen 50.
—— Sporenbildung 65, 67.
Harz bei Boletus 16.
Harzausscheidungen 11.
Hauptreihe der Pilze 130.
Haustorien 19, 20*.
Häutung der Sporen 89.
Hefepilze 4, 5*, 6, 288, 292, 384.
Hefeschleim 11.
Helicosporangium 284.
Helicostylum 164.
Heliotropismus der Plasmodien 484.
Helminthosporium 273.
—— Sporen 72.
Helotium, Sporenejaculation 92.
Helvella 204.
—— crispa, Fruchtbau 62.
—— —— Ejaculation der Sporen 92.
—— —— Stäubung der Sporen 96, 98.
—— elastica, Fruchtbau 62.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenentwickelung 83.
—— esculenta, Fruchtbau 62.
—— —— Keimung 122*.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenentwickelung 83.
—— Fruchtbau 60.
—— Sporenejaculation 95.
Hemiarcyria 471, 474.
—— clavata 471.
—— rubiformis 471, 472, 475.
Hemileia 296.
—— Keimfähigkeit 370.
—— vastatrix 305.
—— —— Parasitismus 417.
Hemipuccinia 301.
Hendersonia 273.
Herpes tonsurans 404.
Heubacillus 505.
Hexenbesen 288, 395, 419.
Himantia 31.
Homologien der Entwickelungsabschnitte 128.
—— restituirte 133.
—— unterbrochene 133.
Hüllapparat der Ascomycetenfrüchte 201.
Hülle der Mycetozoenplasmodien 459.
Hut 310.
Hüte der Hymenomyceten 51.
Hutschwämme 310.
Hyacinthe, gelbe Krankheit 520.
Hydneen 311, 327, 358.
Hydnei 311.
Hydnobolites 210.
Hydnocystis 212.
Hydnotria 212.
Hydnum auriscalpium, Haare 62.
—— cirrhatum 325.
—— diversidens 332.
—— —— Parasitismus 413.
—— Erinaceus 360.
—— —— Gallertmembranen 10.
—— gelatinosum 325.
—— zonatum 325.
Hydrotropismus der Plasmodien 484, 485.

Hymenialalgen 430, 432.
Hymenialgonidien 448.
Hymenium 51, 324.
Hymenochaete 327.
Hymenogaster 333.
—— Klotzschii 334, 338.
—— —— Keimporen 109.
—— —— Sporenbildung 67.
—— Schnallen 2.
—— Sporenbildung 67.
Hymenogastreen 338, 362.
—— Keimungsbedingungen 377.
—— Mycelstränge 23, 24.
—— Sporenbildung 67.
Hymenogastrei 332, 333, 334.
Hymenomyceten 309, 310 362.
—— beschleierte 312, 320.
—— Fermentausscheidungen 381.
—— als Flechtenbildner 426, 445.
—— Fruchtanfang 52.
—— Fruchtkörper 51.
—— Gallertmembranen 10, 14.
—— Glycogen 6.
—— gymnocarpe 312, 320.
—— Keimfähigkeit 368.
—— Membranen 13.
—— Mycelhäute 22, 23.
—— Parasitismus 412.
—— Sclerotien 33.
—— Sporenabschleuderung 78.
—— Sporenbau 114.
—— Sporenbildung 67.
—— Wachsthum der Fruchtkörper 54, 59.
—— —— periodisches 54.
Hymenophorum 324.
Hypertrophie 395.
Hypha 31.
Hyphasma 31.
Hyphe 1.
—— Woronin'sche 215, 236.
Hyphen, ascogene 201, 225, 231.
—— Verklebung 4.
—— Verschmelzung 2*.
—— Verwachsung 4.
Hyphengeflechte 4.
Hypholoma 320.
Hyphomyceten 272.
—— kalklose 11.
—— Sporenabschnürung 76.
—— Thallus 1.
Hypodermii 199.
Hypochnus 310.
—— centrifugus, Basidien 324*.
—— —— Gonidienlager 51.
—— —— Sclerotien 33, 43, 44.
—— Mycelhäute 23.
—— purpureus 330.
—— Schnallen 2.
Hypocopra 214, 227.
—— fimicola 242, 282.
—— Sporenbau 110.
Hypocrea citrina, Sporenzahl 84.
—— gelatinosa, Sporenzahl 84.
Hypocera, Gonidienbildung70.
—— lenta, Sporenzahl 84.
—— rufa 274.
—— —— Sporenzahl 84.
Hypomyces 266, 269, 275.
—— armeniacus, Sclerotien 44.
—— asterophorus 361.
—— Baryanus 361.
—— chrysospermus 270.
—— Gonidienbildung 70.
—— Keimfähigkeit 370.
—— rosellus 270.
—— Solani 267, 270.
—— Sporenablösung 73.
Hyponastie der Agaricinenhüte 59, 312.
Hypothallus 436.
Hypothecium 202.
Hypoxylon 201, 236, 265, 269.
—— concentricum, Sporenentleerung 104.
Hysterangium 332, 334.
—— clathroides, Gallertmembranen 13.
—— Gallertmembranen 10.
Hysterineen 205.
—— Parasitismus 415.
—— Sporenbau 110.
Hysterium macrosporum, Gallertmembranen 10.
—— nervisequum, Sporenbau 110.

Ileodictyon 336, 337, 350.
Imbricaria caperata, Incrustationen 439.
—— incurva, Incrustationen 439.
—— saxatilis 267.
—— sinuosa 267.
—— Soredien 446.
—— tiliacea, Algen des Thallus 428*.
Incrustationen der Flechten 439.
Innenhaut der Sporen 107.
Invertin 381.
Involucrum 312.
Involutionsformen 495.
Irpex 311.
Isaria 51, 273.
—— brachiata, Verzweigung 54.
—— farinosa 275.
—— —— Parasitismus 388, 401, 402.
—— Keimfähigkeit 369.
—— strigosa 274.
Isidium 437.

Jahresschichten der Polyporeenhüte 60.
—— der Hymenien 331.

Kahmpilze 288, 384.
Kalk, kohlensaurer der Mycetozoen 457, 468.
—— oxalsaurer 11*, 439.
Kalkblasen der Mycetozoen 470.
Keimfaden 118.
Keimfähigkeit 368.
—— der Bacterien 514.

Keimfähigkeit der Mycetozoen 483.
Keimporen 109, 120.
Keimporus der Mycetozoen 475.
Keimschlauch 1, 118.
Keimung 117, 140.
—— der Bacterien 498, 502, 505.
—— der Mycetozoen 454, 483.
Keimungsbedingungen 374.
—— der Bacterien 516.
—— der Mycetozoen 483.
Keimungserscheinungen 368.
Keimsack 132.
Kern der Perithecien 208.
Kerne in Sporen 114.
Keulenschwämme 310.
Kickxella 168.
Kleistocarpien 202, 208.
Kneiffia 309.
Kohlensäure-Assimilation durch Bacterien 518.
Kokken 494.
Köpfchenbacterien 497.
Kranzkörper 191.
Krebs der Laubbäume 248.
Krustenflechten 432.
—— Dickenwachsthum 438.
Krystalloide 8.
Kugelhefe 168.
Kurzstäbchen der Bacterien 494.

Laboulbenia Baeri, Parasitismus 385.
—— flagellata 285*.
—— Nebriae 284.
—— vulgaris 286.
Laboulbenieen 284.
—— Parasitismus 386, 392, 394, 398.
—— Thallus 5.
Lactarius 321, 322, 325, 328.
—— chrysorrhoeus 322, 325.
—— deliciosus 322, 325, 327, 328.
—— mitissimus 322, 325.
—— pallidus 322.
—— Pseudoparenchym 3.
—— subdulcis 325.
—— —— Fruchtbau 322*.
Lagenidium 150.
Lamellen 311.
Lamia culicis 171.
Lamina proligera 202.
—— sporigera 202.
Langstäbchen der Bacterien 494.
Lärchenschwamm, Harz 11.
Laubflechten 432.
Laudatea, Thallusbau 445.
Lebenseinrichtungen der Bacterien 514.
—— der Mycetozoen 483.
—— der Pilze 368.
Lecanactis illecebrosa, Algen des Thallus 428*.
—— —— Thallusbau 441.
Lecanora 242.
—— pallida, Sporenentwicklung 84.
Lecanora pallida, Thallus 430, 432, 435.
—— subfusca, Apothecium 205*.
—— Villarsii, Thallusbau 435, 436.
Lecidea 242.
—— confervoides, Thallusbau 436.
—— enteroleuca, Thallusbau 437.
—— formosa 241.
—— geographica, Thallusbau 436.
—— parasema, Thallusbau 435.
—— sabuletorum 265.
Lecidella enteroleuca, Sporenentwicklung 84.
—— —— Wachsthum des Thallus 435*.
Lempholemma, Thallusbau 443.
Lenzites 311, 325.
—— betulina, Membranen 13.
—— Wachsthum der Fruchtkörper 60.
Leocarpus vernicosus 456, 457, 467.
Leotia 204.
—— lubrica, Sporenentwickelung 83.
Lepiota procera 320.
Leptochrysomyxa 306.
—— Abietis 364.
—— Keimfähigkeit 370.
Leptogium 214.
—— Thallusbau 443, 444.
Leptomitus brachynema 156.
—— lacteus 156.
—— —— Sporenbildung 79.
Leptopuccinia 306, 364.
—— annularis 306.
—— Circaeae 306.
—— Dianthi 306.
—— —— Parasitismus 388, 389.
—— Keimfähigkeit 370, 374.
—— Malvacearum 306.
—— Veronicae 306.
Leptosphaeria Doliolum 267.
Leptothrix 495, 496.
—— buccalis 492, 510.
Leptothyrium 273.
Leucochytrium 180.
Leuconostoc mesenterioides 493, 506.
Libertella 272.
Licea 468, 470.
—— flexuosa 467, 468, 475.
—— pannorum 455, 475.
—— serpula 475.
Lichenaceae 433.
Lichenen 426 (vgl. Flechten, Flechtenpilze).
—— ächte 433.
—— Historisches 448.
—— Hyphengeflecht 4.
—— Sporenejaculation 91.
—— Sporenzahl 84.
—— Zellmembranen 8.
Lichenenpilze 202, 243, 262 (vgl. Flechtenpilze).
—— Flechtenstärke 11.
—— Membranquellung 11.
—— Parasitismus 415.
Lichenes 433.
Lichenin 11, 438.
Lichenosphaeria, Thallusbau 442.

Lichina, Sporenentleerung 103.
—— Thallusbau 441.
Lindbladia 464.
Lipoxenie 417.
Lohblüthe 464.
Lycogala 455, 459, 460, 464, 474, 487.
—— epidendron 474, 475.
Lycoperdaceen (Lycoperdacei) 332, 335, 336, 338, 363.
—— Keimungsversuche 377.
—— Mycelstränge 23, 24.
—— Pseudoparenchym 3.
Lycoperdon 11, 332, 333, 334, 335, 338, 339, 340.
—— Bovista 339.
—— giganteum 339.
—— perlatum 340.
—— pyriforme, Sporenbildung 67*.
—— Sporenabgliederung 68.
—— Tüpfel 14.
Lyngbya im Flechtenthallus 428.
Lysurus 350.

Macrosporium 273.
—— Sarcinula 248.
Madura-Krankheit 407.
Makrogonidien 244.
Makrokokken 494.
Mallotium Hildenbrandii, Thallusbau 444*.
—— Thallusbau 443, 444.
Manchette 318.
Mark des Flechtenthallus 463.
—— der Fruchtkörper 61.
Martensella 168.
Massaria 207, 208.
—— Platani 279.
—— Sporenbau 110.
Medullarmasse der Fruchtkörper 61.
Megalogonidien 244.
Megalospora affinis, Kalkoxalat 439.
—— —— Keimung 121*.
—— sanguinea, Kalkoxalat 439.
—— Sporenzahl 84.
Melampsora 303.
—— Göppertiana, Parasitismus 417, 419, 420.
—— populina 303, 305.
—— salicina 305.
Melanconis, Keimung 123.
—— Sporenbau 110.
Melanconium 273.
—— Sporen 72.
Melanogaster 334.
—— Gallertmembranen 10, 14.
Melanospora 207, 208.
—— parasitica 206, 214, 215, 227, 228, 245, 254, 255, 272.
—— —— Parasitismus 386, 392, 393.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenentleerung 104.
Melanotaenium 191.
Melogramma Bulliardii, Keimung 123.
Membranen vegetativer Zellen 12.
Mentagra parasitica 404.
Merisporen 106.
Merulius 311.
Mesentericae 456.
Metamorphose 277, 281.
—— mycetogene 395, 396.
Metoecie 416.
Micrococcus 496, 511.
—— Bombycis 529.
—— prodigiosus 491.
—— —— Farbstoffaufnahme 15.
Microgonidium 451.
Micropuccinia 307.
Microsporon Audouini, Parasitismus 404.
—— furfur, Parasitismus 404.
—— Mentagrophytes, Parasitismus 404.
Mikrocysten 460.
Mikrogonidien 244.
Mikrokokken 494.
Mikrosomen 491.
Milch, blaue 499.
Milchblätterschwämme 322.
Milchsaftröhren 323.
Milzbrandbacillus 499, 503, 515, 517, 527.
Mitremyces 337, 351.
—— Gallertmembranen 10, 14.
Mittelsäule 468, 472.
Monadenformen 494.
Monadopsis 482.
Monoblepharis 142, 151.
—— Schwärmsporen 115, 117.
—— sphaerica, Befruchtung 151*.
Montagnites 320.
Moose, Entwickelungsgang 130.
Morchella 204.
—— esculenta, Sporenejaculation 91.
—— —— Sporenentwickelung 83.
—— Fruchtbau 60.
—— Sporenejaculation 95.
Moriola 448.
Morioleae 448.
Mortierella 157, 161, 162, 163, 164, 166, 167.
—— Haustorien 21.
—— nigrescens 162.
—— reticulata, Resistenz der Sporen 371.
—— Rostafinskii 162.
—— —— Keimungsversuche 377.
—— Sporenentleerung 89.
Mucor 161, 164, 167.
—— circinelloides, Gährwirkung 384.
—— corymbifer, Parasitismus 387.
—— Farbstoffaufnahme 15.
—— Fruchthyphen 48.
—— fusiger 162, 164.
—— —— Cellulosemembran 9.
—— —— Resistenz der Sporen 371.
—— Gährwirkung 384.
—— Lebensweise 383.
—— Mucedo 163, 166.
—— —— Cellulosemembran 9.
—— —— Gährwirkung 384.

Mucor Mucedo, Keimung 123.
—— Parasitismus 408.
—— plasmaticus, Sporenbildung 80.
—— Pleomorphismus, angeblicher 137.
—— racemosus 163, 167.
—— —— Gährwirkung 384.
—— —— Parasitismus 408.
—— —— Vegetationsbedingungen 379.
—— Resistenz der Sporen 372.
—— rhizopodiformis, Parasitismus 385, 387, 397.
—— spinosus, Gährwirkung 384.
—— Sporenbildung 79, 80.
—— Sporenentleerung 89.
—— stolonifer 159, 162, 163, 164.
—— —— Copulation 160*.
—— —— Gährwirkung 384.
—— —— Keimung 123.
—— —— Keimungsbedingungen 376, 377.
—— —— Mycelium, secundäres 48.
—— —— Parasitismus 408.
—— —— Resistenz der Sporen 373.
—— tenuis 162, 163.
Mucoreen 160, 163, 164.
Mucorhefe 168.
Mucorin 8.
Mucorinen (Mucorini) 142, 157, 183, 251, 252, 256, 293.
—— Fermentausscheidung 381.
—— Fruchthyphen 48.
—— Gemmen 64, 65.
—— Glycogen 6.
—— Kalkoxalat 12.
—— Keimfähigkeit 374.
—— Keimung 123.
—— Keimungsbedingungen 375, 376.
—— Krystalloide 8.
—— Parasitismus 390, 414.
—— Ruhezustand der Sporen 370.
—— Sporenbildung 79.
—— Thallus 1.
—— Zellkern 7.
—— zweifelhafte 168.
Muguet 405.
Mündung der Perithecien 206.
Muscardine 402.
Mutterkorn 35, 37, 38*.
Mutualismus 396.
Mycelanfang 118, 193.
Mycelhäute 18, 22.
Mycelium 18.
—— fädiges 18.
—— fibrillöses, fibröses 18.
—— sclerotienartiges 45.
—— secundäres 48.
Mycelstränge 18, 23.
Mycena 321.
—— Gallertmembranen 10, 14.
—— Hyphenverklebung 4.
Mycenastrum 339.
—— Corium 340.
—— —— Capillitiumfaser 339*.
Mycetozoen 453.
Mycetozoen, Verwandtschaftsbeziehungen 477.
—— zweifelhafte 480.
Mycoderma 23.
—— Aceti 520.
Mycodermaform 271.
Mycogone 266, 273.
Mycoidea parasitica im Flechtenthallus 428.
Mycoprotein 493.
Mycothrix 495.
Myelin 324.
Mykosen 397, 398.
Mylitta 44.
Myriangium 209, 447.
—— Durieui 212.
Myriocephalum botryosporum, Sporenbau 110.
Mystrosporium 248, 273.
Myxamöben 455.
Myxastrum radians 481.
Myxocyclus 273.
—— confluens, Sporenbau 110.
Myxogasteres 453.
Myxomyceten 453, 514.
—— Verwandtschaftsbeziehungen 477, 514.
Myzocytium globosum 150.

Nährpflanzen 384.
Nährstoffe der Pilze 379.
Nährstoffzufuhr als Keimungsbedingung 376.
Nährthiere 384.
Naemaspora 272.
Naetrocymbe 447.
Nebenäste der Saprolegnieen 153.
Nectria 216, 232, 239, 259, 266.
—— cinnabarina 265, 266.
—— —— Parasitismus 389, 411.
—— cucurbitula, Parasitismus 389, 411.
—— ditissima 248.
—— —— Parasitismus 412.
—— inaurata 125.
—— Keimung 124, 125.
—— Lamyi, Keimung 124.
—— Solani 267.
—— —— Gonidienabschnürung 75.
—— Sporenentleerung 104.
—— Sporenentwickelung 84.
Nephroma arcticum, Algen des Thallus 440.
—— Thallusbau 437.
Nephromium, Algen des Thallus 440.
Neubildung von Gliedern durch Pilze hervorgerufen 396.
Nidularia 336, 345.
Nidularieen (Nidulariei) 332, 333, 336, 343, 357.
—— Gallertmembranen 14.
—— Mycelstränge 23, 24.
Nosema Bombycis 528.
Nostoc im Flechtenthallus 427*, 428.
Nostocaceen 513.
—— im Flechtenthallus 428.
Nuclearien 482.

Nuclein 6.
Nucleus der Perithecien 208.
Nummularia 236.
—— Sporenentleerung 104.
Nyctalis 321, 359, 366.
—— asterophora 360, 366.
—— —— Fruchtkörper 361*.
—— microphylla 361.
—— parasitica 361.
—— —— Fruchtentwickelung 59.

Obelidium 177.
Obryzum, Thallusbau 443, 444.
Ochrolechia pallescens, Kalkoxalat 439.
—— —— Keimung 121*.
—— —— Thallusbau 435.
—— tartarea, Kalkoxalat 439.
Octaviania 332.
—— asterosperma, Fruchtkörper 332*.
—— —— Hymenium 333*.
—— carnea 334, 338.
—— —— Sporenbildung 67*.
—— Sporenbau 107.
Oedem, malignes 525.
Oidium 258, 273.
—— albicans, Parasitismus 405.
—— aurantiacum, Resistenz der Sporen 372
—— erysiphoides 273.
—— fructigenum 273.
—— lactis 273, 274.
—— —— Sporenbildung 72.
—— —— Zellkern 7.
—— leucoconium 273.
—— Tuckeri 245.
—— —— Parasitismus 415.
Olpidien 179, 180, 182, 183.
Olpidiopsis 479.
—— fusiformis 179.
—— Parasitismus 422.
—— Saprolegniae 173, 179.
Omphalaria, Thallusbau 444.
Omphalarieen, Thallusbau 444.
Omphalia 321.
Onygena 209.
—— corvina 212.
—— —— Keimungsbedingung 376.
—— equina 212.
—— faginea 360.
—— Sporenentleerung 104.
Oogonien 130.
Oosporen 139, 251.
—— Keimfähigkeit 368.
—— Ruhezustand 370.
Opegrapha filicina 427.
—— —— Thallusbau 442.
plocina, Thallusbau 441.
saxatilis, Thallusbau 441.
varia 267.
—— Thallusbau 441.
vulgata 267.
Ophidomonas 510.
Organe, functionslose der Ascomyceten 277.

Ostiolum des Peritheciums 206.
Otomycosis aspergillina 397.
Ozonium 31.

Palmellaceen des Flechtenthallus 427.
Palmellenformen der Bacterien 495.
Panhistophyton 528.
Pannaria 242.
—— Thallusbau 441.
Panus stypticus, Fruchtbau 61.
—— —— Gallertmembranen 14.
Papulaspora 284.
Paraphysen 51, 81, 202, 208, 309, 326.
Paraphysenhülle 297.
Parasiten 381, 384, 519.
—— autöcische 415.
—— autoxene 415.
—— facultative 382.
—— metaxene 416.
—— metöcische 416.
—— obligate 382.
—— pflanzenbewohnende 408.
—— thierbewohnende 397.
—— wirthwechselnde 416.
Parmelia, Algen des Thallus 440.
—— pulverulenta 241.
—— Soredien 446.
—— stellaris 241.
—— Thallusbau 437.
Paulia, Sporenentleerung 103.
—— Thallusbau 444.
Paxillus 321.
Pébrine 528.
Peccania, Thallusbau 444.
Pellicula 61.
Peltigera 260.
—— Algen des Thallus 440.
—— aphthosa, Thallusbau 437.
—— canina, Thallusbau 437.
—— Incrustationen 439.
—— malacea, Thallusbau 437.
—— Thallusbau 435, 437.
Penicillium 208, 214, 215, 245, 251, 254, 258, 266, 271, 275.
—— aureum 222.
—— Fett 7.
—— Fermentausscheidung 381.
—— Fruchthyphen 48.
—— Fruchtkörper, sclerotienartige 45.
—— glaucum 221, 245.
—— —— Gonidienabschnürung 75*.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Mycelhäute 22.
—— —— Parasitismus 397, 408.
—— —— Resistenz der Sporen 372, 373.
—— —— Zellkern 7.
—— Gonidienabschnürung 70, 75*.
—— Gonidienträger 51.
—— Keimfähigkeit 374.
—— Keimung 120.
—— Keimungsbedingungen 376.

Penicillium, Sporenbildung 65.
—— Sporenentleerung 87, 104.
—— Thallus 1.
—— Vegetationsbedingungen 379, 380.
—— Wirkung auf Substrat 384.
Perichaena 468.
—— liceoides 455, 460, 461, 468, 475, 483.
Periconia 273.
—— Sporenbildung 71.
Peridermium elatinum 299, 305.
—— —— Parasitismus 395, 417, 419.
—— Pini, Parasitismus 417.
—— —— Sporenbau 108.
Peridie 51, 297, 332.
—— äussere 335.
—— innere 335.
Peridiola (Peridiolen) 336, 344.
Peridium 209, 332.
Periphysen 208.
Periplasma 143.
Perithecien 81, 202, 206, 259, 431.
Peronospora 149, 251.
—— Alsinearum, Befruchtung 144*.
—— arborescens, Befruchtung 144*.
—— Arenariae, Parasitismus 421.
—— calotheca, Haustorien 21*.
—— densa, Haustorien 21.
—— —— Keimung 120.
—— —— Parasitismus 422.
—— Entwickelung 145.
—— Fruchthyphen 48, 49.
—— Membran 13.
—— nivea, Haustorien 21.
—— —— Parasitismus 390, 418.
—— parasitica, Haustorien 21.
—— —— Parasitismus 385, 389.
—— Parasitismus 385, 415, 421.
—— pygmaea, Haustorien 21.
—— —— Keimung 120.
—— —— Parasitismus 391.
—— Radii, Parasitismus 385, 391, 420, 421.
—— Sporenabschnürung 76.
—— Sporenentleerung 87.
—— Thallus 1.
—— Umbelliferarum, Parasitismus 390, 418.
—— Valerianellae 146.
—— violacea, Parasitismus 395, 420, 421.
—— viticola, Parasitismus 418.
Peronosporeen 142, 143, 198, 251, 256.
—— Cellulosemembran 9.
—— Haustorien 21*.
—— Kalklosigkeit 11.
—— Keimfähigkeit 369, 370, 374.
—— Keimung 122.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— Mycelium 21*.
—— Parasitismus 385, 389, 415, 422.
—— pleuroblaste 21.
—— Restistenz der Sporen 371.
—— Ruhezustand der Sporen 370.
—— Schwärmsporen 116.
—— Sporenbildung 78, 80.
—— Sporenentleerung 87.
Peronosporeen, Thallus 1.
—— Zellkern 7.
Pertusaria communis, Keimung 123*.
—— de Baryana, Keimung 121*.
—— fallax, Kalkoxalat 439.
—— lejoplaca, Keimung 123*.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— Soredien 446.
—— Sporenzahl 84, 85.
—— Thallusbau 435.
Peziza 205 (vgl. auch Sclerotinia).
—— abietina 93.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenejaculation 92.
—— Acetabulum, Sporenbau 114.
—— —— Sporenejaculation 91.
—— —— Sporenentwickelung 83.
—— —— Sporenstäubung 96, 98.
—— aeruginosa, Farbstoff 9, 15.
—— arduennensis 263.
—— Ascosporenentwickelung 81.
—— aurantia, Fett 8.
—— —— Sporenbau 107.
—— baccarum, Sclerotium 32, 44.
—— benesuada, zweifelhafte Spermatien 263*.
—— bolaris 263.
—— —— Keimung 125.
—— calycina, Sporenentwickelung 84.
—— Candolleana, Sclerotium 32, 34.
—— ciborioides, Sclerotium 32, 44.
—— confluens 225.
—— —— Sporenejaculation 92.
—— —— Sporenentwickelung 81, 82*, 83.
—— convexula, Sporenbau 110.
—— —— Sporenejaculation 91, 92.
—— cupularis, Sporenejaculation 91, 92.
—— Curreyana, Sclerotien 34, 39, 44.
—— —— Wirthverlassen 417.
—— Cylichnium 264.
—— —— Keimung 125.
—— Duriaei, Sclerotien 39.
—— Durieuana 263.
—— —— Sclerotien 44.
—— —— Wirthverlassen 417.
—— Fruchtanfang 52.
—— Fruchtbau 61.
—— Fuckeliana 265, 275.
—— —— Gonidienabschnürung 67, 76.
—— —— Gonidienträger 40.
—— —— Resistenz der Gonidien 372.
—— —— Sclerotien 32, 33*, 39, 43.
—— —— Spermatien, zweifelhafte 264*.
—— —— Sporenentwickelung 66, 84.
—— —— Zellkern 7.
—— fulgens, Farbstoffe 8, 9.
—— —— Mycelstränge 23.
—— fusarioides 262.
—— granulata 232.
—— —— Sporenejaculation 92.
—— Haare 62.
—— hemisphaerica, Fruchtbau 61.
—— —— Sporenbau 114.

Peziza melaena, Sporenbau 110, 114.
—— —— Sporenejaculation 91, 92.
—— —— Sporenentwickelung 83.
—— —— Sporenzahl 84.
—— melanoloma 232.
—— nivea, Fruchtentwickelung 56.
—— pitya, Sporenejaculation 91.
—— —— Sporenentwickelung 81.
—— Rapulum, Mycelstränge 23.
—— Ripensis, Sclerotium 44.
—— Sclerotiorum 263.
—— —— Fruchtbau 62.
—— —— Fruchtentwickelung 56*.
—— —— Fruchtkörper, Verzweigung 54.
—— —— Schnallen 19.
—— —— Sclerotien 32, 33*, 37, 39, 43.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenejaculation 93*.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— —— Sporenstäubung 96, 98.
—— scutellata 232.
—— Sporenbau 107.
—— Sporenejaculation 95.
—— Tuba, Sclerotien 43.
—— tuberosa 263.
—— —— Keimung 125.
—— —— Sclerotien 32.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— vesiculosa 93, 98.
—— —— Sporenbau 114.
—— —— Sporenejaculation 92.
Phacidieen 205.
—— Parasitismus 415.
Phacidium Pinastri, Sporenentwickelung 84.
—— Sporenentwickelung 83.
—— Wirthverlassen 417.
Phalloideen (Phalloidei) 332, 333, 334, 336, 346, 363, 365.
—— Fruchtkörper 52.
—— —— Wachsthum 54.
—— Gallertmembranen 10, 14.
—— Kalkausscheidungen 12.
—— Keimungsbedingungen 377.
—— Mycelstränge 23, 24.
—— Pseudoparenchym 3.
—— Sporenbildung 67.
Phallus 337.
—— caninus, Fruchtentwickelung 346, 347*.
—— —— Kalkoxalat 12*.
—— —— Mycelstränge 24.
—— —— Sporenbildung 67*.
—— impudicus, Fruchtentwickelung 346, 347*.
—— —— Mycelstränge 24.
—— —— Wachsthumsdauer 54.
Phellorinia 352.
Phelonites strobilina 305.
—— Sporenbau 108.
Phlyctidien 177.
Pholiota 320.
Phoma 269, 273.
Phragmidium 298, 299.
Phragmidium, Parasitismus 423.
—— Sporen 72, 106.
—— Sporenablösung 73.
Phragmotrichum, Sporen 72.
Phycolichenes 433.
Phycomyces 157, 159, 162, 164, 167.
—— microsporus 163.
—— nitens 163.
—— —— Fortpflanzungsorgane 158*.
—— —— Keimfähigkeit 469.
—— —— Membran 9.
—— —— Mycelium 158*.
—— Resistenz der Sporen 371.
—— Sporenentleerung 89.
Phycomyceten 130, 142.
—— Schwärmsporen 115.
—— Sporenbildung 79.
Phyllachora, Stroma 45.
—— Ulmi 234.
—— —— Sporenejaculation 101.
—— Wirthverlassen 417.
Phyllactidium im Flechtenthallus 427.
Phylliscum, Thallusbau 444.
Phyllosticta 273.
Phyllosticteen 272.
Physareen 456, 457, 459, 461, 462, 467, 468, 473, 474, 475, 484, 486.
Physarum 463, 467, 470, 483.
—— album 475.
—— aureum 469.
—— hyalinum 468.
—— leucophaeum, Capillitium, Sporangium 469.*
—— macrocarpum 483.
—— psittacinum 457, 469.
—— sinuosum 461.
—— sulphureum 469.
Physcia parietina, Algen des Thallus 427*.
—— —— Incrustationen 439.
—— —— Soredien 447.
—— —— Thallusbau 434*. 437.
Physma 214, 232, 250, 259, 280.
—— chalazanum, Algen des Thallus 427*.
—— Thallusbau 443, 444.
Physoderma Butomi 179.
—— Heleocharidis 179.
—— maculare 179.
—— pulposum 176.
—— vagans 179.
Phytophthora 148.
—— Entwickelung 145.
—— Fruchthyphen 49.
—— infestans, Farbstoffaufnahme 15.
—— —— Fruchthyphen 49*.
—— —— Gonidien 148*.
—— —— Gonidienträger 49*.
—— —— Haustorien 21.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Keimung der Gonidien 148*.
—— —— —— der Schwärmsporen 391*.
—— —— Parasitismus 385, 389, 414.
—— —— Resistenz der Sporen 371.

Phytophthora infestans, Schwärmsporen 116*.
—— —— —— Entleerung 88*.
—— —— Sporenabschnürung 76.
—— Keimung 118.
—— omnivora 146, 252.
—— —— Parasitismus 385, 392, 413.
—— Parasitismus 395, 418, 422.
—— Schwärmsporen, Bildung 80.
—— Schwärmsporen, Entleerung 88*.
Pietra fungaja 44.
Pilacre Petersii 360.
Pilaira 163, 164.
—— Sporenentleerung 89.
Pileus 310.
Pilobolus 164, 167.
—— anomalus 163.
—— —— Sporangienablösung 89.
—— crystallinus 163.
—— —— Sporangienabschleuderung 77, 89.
—— Fett, gefärbtes 8.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— Lebensweise 383.
—— Membran 13.
—— oedipus 163.
—— —— Resistenz der Sporen 371.
—— —— Sporangienabschleuderung 77*, 89.
—— Sporenbau 114.
—— Sporenbildung 79, 80.
Pilze, Verwandtschaftsverhältnisse 362, 366.
Pilzcellulose 9, 14.
Pilzfaden 1.
Pilzkörper 2.
—— schleimig-gallertartige 10.
—— sclerotienartige 205.
—— zusammengesetzte 2.
Piptocephalideen 160, 164, 165.
Piptocephalis 159, 161, 165, 167.
—— Freseniana 163, 165*, 166.
—— —— Copulation 161*.
—— —— Haustorien 21.
—— Parasitismus 386, 390, 414.
—— Sporenbildung 72. 127.
Pistillaria hederaecola, Sclerotien 44.
—— micans, Sclerotien 44.
Pityriasis versicolor 404.
Placodium 242.
—— cartilagineum, Incrustationen 439.
—— Kalkoxalat 439.
—— Thallusbau 435.
—— Vertheilung der Algen im Thallus 434.
Plasmodiophora 478.
—— Brassicae 482.
Plasmodium 455.
—— Bewegung 484.
—— Ernährung 486, 487.
—— Lebenserscheinungen 483.
Plastiden 7.
Plectopsora, Thallusbau 443, 444.
—— botryosa, Thallusbau 445*.
Pleomorphismus 136, 258.
Pleospora 202, 207, 216, 255, 259, 266, 269, 271.
—— Alternariae 250, 275.
—— —— Pycnidenentwicklung 268*.
—— Clavariarum 265.
—— Fruchtkörper, sclerotienartige 45.
—— Gonidienbildung 71.
—— herbarum 238, 248, 267, 275.
—— —— Keimung 123.
—— —— Sporen, zusammengesetzte 106.
—— —— Sporenejaculation 102*.
—— —— Sporenentwicklung 84.
—— polytricha 265, 267.
—— Sarcinulae 250.
—— Sporenejaculation 102.
Pleurococcus im Flechtenthallus 427.
Pleurostoma 206.
Pleurotus 321.
Podaxon 341, 342.
—— carcinomatis, Capillitiumfaser 343*.
—— pistillaris 343.
Podetien (Podetium) 241, 432, 435.
Podosphaera 214, 218, 252, 254, 256, 257.
—— Castagnei, Fruchtentwickelung 217*, 245*.
—— —— Haustorien 20*.
—— —— Sporenentwicklung 84.
—— pannosa 245*.
Pollinarien 329.
Polyactis 273.
Polyblastia 241.
—— rugulosa, Algen des Thallus 440.
—— —— Hymenialalgen 430, 432.
—— —— Thallusbildung 430.
Polydesmus 248.
—— exitiosus, Parasitismus 388.
—— Sporen 72.
Polyphagus 182.
—— Euglenae 174, 175*.
—— —— Parasitismus 387.
—— parasiticus 176.
—— Schwärmsporen 115.
Polyplocium 362.
Polyporeen (Polyporei) 311, 358, 362.
—— Jahresschichten der Fruchtkörper 60.
—— Wachsthumsdauer der Fruchtkörper 54.
Polyporus 311, 325, 327, 331.
—— abietinus, Mycelhäute 23.
—— annosus, Fruchtbau 61.
—— —— Parasitismus 412.
—— borealis 360.
—— —— Parasitismus 413.
—— Cellulose 14.
—— destructor, Sporenabwerfung 78.
—— dryadeus, Parasitismus 413.
—— fomentarius, Cellulose 8.
—— —— Fruchtbau 62.
—— —— Fruchtkörper, periodisches Wachsthum 60.
—— —— Membranen 13.
—— Fruchtbau 62.
—— Fruchtkörper, Wachsthum 53, 60.
—— fulvus 331.

Polyporus fulvus, Fruchtbau 61.
—— —— Parasitismus 413.
—— hirsutus, Haare 62.
—— hispidus, Haare 62.
—— igniarius 327, 328, 331.
—— —— Cellulose 8.
—— —— Fruchtkörper, periodisches Wachsthum 60.
—— —— Parasitismus 413.
—— lucidus, Fruchtbau 62*.
—— Membranen 13.
—— mollis, Parasitismus 413.
—— obvallatus 362.
—— officinalis, Cellulose 8.
—— —— Harzausscheidung 11.
—— —— Membranen 13.
—— Ptychogaster 359, 360.
—— Ribis, periodisches Wachsthum 60.
—— Schnallen 2.
—— sulfureus, Parasitismus 413.
—— tuberaster, Mycelium 44.
—— umbellatus 328.
—— vaporarius, Parasitismus 413.
—— versicolor, Membranen 13.
—— volvatus 362.
—— zonatus, Membranen 13.
—— —— Wachsthum, periodisches 60.
Polysaccum 333, 334, 351, 352.
—— Sporenbildung 67.
Polystigma 207, 216, 254, 255, 258, 260, 261, 279, 280, 308.
—— Fruchtbau 60.
—— fulvum 215, 233.
—— Gallertmembranen 10.
—— Parasitismus 415, 418.
—— rubrum 215, 233, 243, 246, 260.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Parasitismus 389.
—— stellare, Mycelstränge 23, 24.
—— Stroma 45.
—— Wirthverlassen 417.
Pori 311.
Poronia 265, 269, 281, 360.
Porus 206.
Prädisposition für Parasiten 385.
Presshefe, Resistenz gegen Temperaturen 372.
Procarpium 130.
Promycelium 118, 191.
Propagationsorgane 134.
Prosporangium 175.
Protagon 324.
Prothallium 131.
Protococcus im Flechtenthallus 427*.
Protomyces 142, 185.
—— Keimfähigkeit 374.
—— Keimung 118.
—— macrosporus 185.
—— —— Cellulosemembran 9.
—— —— Dauersporen 185*.
—— —— Keimungsbedingungen 377.
—— —— Parasitismus 389, 392, 415, 418.
—— —— Sporenbau 115.
—— —— Sporenejaculation 95, 98.
Protomyces macrosporus, Sporenentwicklung 86*.
—— Menyanthidis 178.
—— pachydermus 186.
—— Sporen, Ruhezustand 370.
—— Sporenbildung 65.
—— Sporenejaculation 91.
Protomyxa aurantiaca 481.
Protoplasma 6.
—— der Bacterien 491.
—— der Mycetozoen 454, 455, 458.
Protothallus 432, 436.
Protozoen 514.
Psalliota 314, 320.
Pseudolichenen 447.
Pseudoparenchym 4, 6, 436.
Pseudoperidie 297.
Pseudopodien 455, 458.
Pseudospora 482.
Psora, Thallusbau 435.
Psoroma, Algen des Thallus 440.
—— gypsaceum, Incrustation 439.
—— lentigerum, Kalkausscheidung 12.
—— —— Kalkoxalat 439.
—— sphinctrinum, Algen des Thallus 440.
—— Thallusbau 435.
Pterula 31.
Ptychogaster albus 360.
Puccinia 301, 304, 305.
—— Aegopodii 307.
—— Alliorum 300.
—— Anemones 299.
—— —— Parasitismus 423.
—— Asari 307.
—— Berberidis 303, 306, 307.
—— Caricis, Parasitismus 416.
—— coronata, Parasitismus 416.
—— —— Sporenbau 107.
—— Falcariae 301.
—— —— Parasitismus 416.
—— fusca 299, 303.
—— Galiorum 300.
—— graminis, Aecidien-Entwickelung 297, 298*.
—— —— Keimfähigkeit 371, 374.
—— —— Keimporen 109.
—— —— Keimung 119*, 302*.
—— —— Parasitismus 416, 418.
—— —— Spermogonien 298*.
—— —— Sporenbau 108.
—— —— Sporenentwickelung 66*.
—— —— Sporenruhe 370.
—— Malvacearum 306.
—— Moliniae, Parasitismus 416.
—— Pimpinellae, Parasitismus 416.
—— Pruni 307.
—— reticulata, Sporenbau 107.
—— Rubigo vera 305.
—— —— Keimung 302*.
—— —— Parasitismus 416, 418.
—— Sporen 72, 105, 106.
—— Sporenablösung 73.
—— Sporenbau 107.

Puccinia, Sporenbildung 66*.
—— suaveolens 299.
—— —— Parasitismus 385.
—— Tragopogonis, Parasitismus 416, 420.
—— Violarum, Parasitismus 416.
Pycniden 52, 244, 259, 267.
—— grosssporige 269.
—— kleinsporige 269.
Pycnis sclerotivora 267.
Pycnochytrium 180.
Pycnogonidien 244, 259, 267.
Pycnosporen 244, 259, 267.
Pyrenocarpien 202.
Pyrenomyceten 201, 202, 216.
—— Bau des Ascus 103.
—— als Flechtenpilze 426.
—— Hyphengeflecht 4.
—— Sporenejaculation 97, 104.
—— Sporenentwickelung 84.
—— Sporenzahl 84.
—— Stromata 53.
Pyrenula 207, 241.
—— minuta 267.
—— nitida, Thallus 432.
—— —— Thallusbau 441.
—— olivacea 267.
Pyronema 205, 214, 242, 250, 253, 256, 257, 258.
—— confluens 225.
—— —— Fruchtentwickelung 226*.
Pythium 253.
—— de Baryanum 146, 148.
—— —— Parasitismus 411.
—— endophytum 151.
—— Entwickelung 146, 147.
—— gracile, Befruchtung 144*.
—— intermedium 148.
—— —— Parasitismus 411.
—— Lebensweise 143.
—— megalacanthum, Parasitismus 411.
—— Parasitismus 386, 389, 411, 418, 422.
—— proliferum 146.
—— —— Sporenruhe 370.
Pythium, Schwärmsporen 115.
—— Sporenentleerung 88.
—— Sporenruhe 370.
—— vexans 146, 251.

Quaternaria 236, 261.
—— Sporenentleerung 104.
Queletia 342.

Racodium cellare 23.
—— rupestre, Thallusbau 442.
Ramalina, Soredien 446.
Randschleier 312.
Receptaculum 18, 47, 51, 202, 337.
Recurrens 526.
Reduction des Entwickelungsganges 135, 136.
Reihengemmen 167.
Resistenz der Sporen 368.
—— —— bei Bacterien 515.
Reticularia 464, 474.
—— umbrina 474.
Rheotropismus der Plasmodien 484.
Rhicocarpon, Thallusbau 436.
Rhipidium 156.
Rhipidonema, Thallusbau 445.
Rhizidieen 174.
Rhizidium 177, 178, 182, 183.
Rhizinen 432.
Rhizoiden 48, 63, 432.
Rhizomorpha, Parasitismus 412.
—— fragilis 30.
—— subcorticalis 30.
—— subterranea 30.
Rhizophydium 177.
Rhizopoden 478, 514.
Rhizopogon 333.
—— Sporenbildung 67.
Rhizopus 164.
—— nigricans 164, 166.
—— —— Copulation 160*.
—— Sporenentleerung 89.
Rhytisma 201, 260.
—— acerinum, Sporenejaculation 93, 98.
—— Andromedae 243.
—— —— Keimung 120*.
—— —— Parasitismus 385, 423.
—— —— Sporenbau 110.
—— Asci 81.
—— Fruchtbau 60.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— Parasitismus 418.
—— Stroma 45.
—— —— Bau 61.
—— Wirth verlassen 417.
Rinde des Flechtenthallus 434.
Rindenschicht der Fruchtkörper 61.
Ring 312.
Roccella, Algen des Thallus 440.
—— fuciformis, Incrustationen 439.
—— —— Kalkoxalat 439.
—— —— Thallusbau 437.
—— Montagnei 267.
—— Soredien 446.
—— Thallusbau 435, 436, 437.
Röhren der Polyporeenfruchtkörper 311.
Roesleria hypogaea, Sporenentleerung 103.
Roestelia 417.
Rosellinia Aquila, Ascusbau 103.
—— quercina 232.
—— —— Mycelium 45.
Rozella 172, 182, 183, 479.
—— Parasitismus 396, 424.
—— septigena, Parasitismus 424*.
Ruhesporen 370.
Ruhezustände, transitorische der Mycetozoen 460.
Russula 321, 328.
—— adusta 321.
—— foetens var. lactiflua 323.
—— integra 321.

Russula integra, Fruchtbau 61.
—— Kalkoxalat 12.
—— olivacea 321.
—— Pseudoparenchym 3.
Rutstroemia (vgl. Sclerotinia) 44.
Ryparobius 225.
—— Sporenejaculation 92.

Saccharomyces 142, 284, 288.
—— albicans 288.
—— —— Parasitismus 405.
—— apiculatus 293, 294.
—— —— Lebensweise 383.
—— Cerevisiae 288.
—— —— Membranquellung 11.
—— —— Resistenz gegen Wärmewirkungen 372.
—— —— Sprossung 5*, 289*.
—— ellipsoideus 288.
—— —— Sporenbildung 290*.
—— Fermentausscheidung 381.
—— glutinis 294.
—— Keimung 124.
—— mesentericus 384.
—— Mycoderma 288, 289, 384, 405.
—— Pastorianus 288.
—— Pleomorphismus, angeblicher 137, 292.
—— Thallus 6.
—— Vegetationsbedingungen 379.
—— Zellkern 7.
Saccobolus, Sporenbau 110.
—— Sporenejaculation 98.
Safträume 6.
Sagedia aenea 267.
—— callopisma 267.
—— carpinea 267.
—— netrospora 267.
—— Thuretii 267.
—— Zizyphi 267.
Saprolegnia 155.
—— Fruchthyphen 49.
—— hypogyna 153, 154.
—— monoica 154.
—— Parasitismus 386, 422.
—— Schwärmsporen 115, 116, 117.
—— Sporangien 49.
—— Sporenbildung 79.
—— Sporenentleerung 87.
Saprolegnieen 112, 152, 251.
—— Cellulosemembran 9.
—— Fruchthyphen 48.
—— Keimfähigkeit 368, 369.
—— Parasitismus 403, 424.
—— Resistenz der Sporen 371.
—— Sporenentleerung 87.
—— Sporenruhe 370.
—— Zellkern 7.
Saprophyten 381, 383, 519.
—— facultative 382.
—— obligate 382.
Sarcina 511.
Sarcinia ventriculi 495.
Sarcinula 248.
Sarcogyne, Sporenzahl 84.
Sauerstoff als Keimungsbedingung 375.
Scheinparenchym 6.
Schimmelpilze, Fett 7.
Schizomyceten 490.
Schizonella 190.
Schizophyllum 325.
Schizophyten 513, 514.
Schizosiphon im Flechtenthallus 428.
Schlaffsucht der Seidenraupen 526, 528.
Schlauchhyphen 201.
Schlauchkeimung 118.
Schlauchsporen 63.
Schlauchzellen 201.
Schleier 312, 314.
Schmarotzer 381.
Schnallen 2*, 19.
Schnallenverbindungen 2*.
Schnallenzellen 3*.
Schraubenformen der Bacterien 494.
Schuppen auf Fruchtkörpern 62.
Schwämmchen 405.
Schwämme, Thallus 1.
—— Zellmembranen 8.
Schwärmer 115.
—— der Mycetozoen 454.
Schwärmsporen 63, 115, 139.
—— Entleerung 87, 88.
—— Keimfähigkeit 369.
—— Resistenz 371.
Schwefel in Bacterien 491, 509.
Sclerangium 339.
Scleroderma 333, 335, 336, 338, 339.
—— Mycelstränge 24.
—— Sporenbildung 67.
Sclerose der Membranen 9.
Sclerotien 18, 31.
—— Entwickelung 35.
—— Gallertmembranen 10.
—— Hyphengeflecht 4.
—— Membranen 13.
—— der Mycetozoen 460, 461.
—— Pseudoparenchym 3.
—— Ruhezustand 39.
—— Weiterentwickelung 39.
Sclerotinia 44, 216, 281 (vgl. auch Peziza).
—— ciborioides, Haftorgane 22.
—— —— Parasitismus 409.
—— —— Resistenz der Sporen 371.
—— Fuckeliana 238, 243, 258, 271.
—— —— Fruchtkörper 40*.
—— —— Gonidienträger 50.
—— —— Haftorgane 22.
—— —— Keimung 123.
—— —— Keimungsbedingungen 376, 377.
—— —— Parasitismus 409.
—— —— Sclerotien 33*, 36, 39, 40*, 41, 42.
—— Gallertmembranen 10.
—— haustorienartige Haftorgane 22.
—— Membranen 13.

Sclerotinia, Parasitismus 386, 387, 389, 409, 418, 422.
—— Sclerotien 32, 36, 42.
—— Sclerotiorum 216, 236, 243.
—— —— Fruchtkörper, Entwickelung 56*. 237*.
—— —— Haftorgane 22.
—— —— Keimungsbedingungen 377.
—— —— Parasitismus 385, 409.
—— —— Sclerotien 31, 33*, 36, 39, 42.
—— —— Sclerotienkeimung 41.
—— —— Sporenejaculation 93*.
—— Sporenentwickelung 83.
—— tuberosa 263, 281.
—— —— Haftorgane 22.
—— Wirthverlassen 417.
Sclerotium 43.
—— areolatum 44.
—— Clavus 44.
—— Cocos 44, 45.
—— compactum 43.
—— complanatum 44.
—— cornutum 44.
—— crustuliforme 44.
—— Cyparissiae 44.
—— durum 272.
—— echinatum 44, 258.
—— fulvum 44.
—— lacunosum 44.
—— laetum 44.
—— muscorum 34.
—— mycetospora 44.
—— pubescens 44.
—— Pustula 43.
—— roseum 44.
—— scutellatum 44.
—— Semen 44.
—— stercorarium 33, 44.
—— stipitatum 44.
—— sulcatum 44.
—— truncorum 44.
—— vaporarium 44.
—— varium 43.
—— vulgatum 44.
Scytonema im Flechtenthallus 427*, 428.
Sebacina incrustans 330.
Secotieen 335, 338.
Secotium 335, 338, 362.
—— erythrocephalum 362.
—— —— Fruchtkörper 334*.
Semen 141.
—— multiplex 105.
Sepedonium 266, 273.
Septoria 273.
Sexualität 130.
—— der Ascomyceten 256.
Sexualorgane 52, 252.
—— angebliche der Basidiomyceten 358.
Simblum 351.
Sirosiphon im Flechtenthallus 428.
Solorina crocea, Algen des Thallus 440.
—— saccata, Algen des Thallus 440.
—— —— Incrustation 439.
Solorina crocea, Keimung 123*.
—— Thallusbau 434, 435.
Sordaria 206, 207, 214, 215, 227, 265, 264, 281.
—— Brefeldii, Sporenbefestigung im Ascus 94.
—— coprophila 264.
—— —— Sporenbau 111.
—— curvula 264, 282.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— decipiens 264.
—— fimicola 227, 282.
—— fimiseda 208, 232.
—— —— Keimfähigkeit 368.
—— —— Keimporen 109.
—— —— Sporenbau 111, 112*.
—— —— Sporenejaculation 90, 98.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— —— Sporenzahl 85.
—— Keimung 120.
—— Keimungsbedingungen 375, 376.
—— Lebensweise 383.
—— minuta 264, 282.
—— —— Sporenejaculation 97*.
—— pleiospora, Sporenzahl 85.
—— Sporenbau 111, 114.
—— Sporenejaculation 91, 94, 97*.
—— Sporenzahl 85.
Soredien 264, 431, 446.
Soredienhaufen 447.
Soor 405.
Soorpilz 288.
Sorosporium 189, 190.
—— Saponaria 186, 193.
—— —— Parasitismus 421.
—— —— Sporenruhe 370.
Sorus 180, 447.
Spaltpilze 490.
Spathulea 204.
Spermatien 214, 229*, 258, 259, 260, 278.
—— angebliche der Basidiomyceten 358.
—— zweifelhafte 262.
Spermogonien 214, 229*, 258, 259, 261, 278, 298, 429, 431.
Sphacelia 247, 273.
Sphacelotheca 187.
—— Hydropiperis, Fruchtkörper 187*.
Sphaerella Plantaginis 239.
Sphaeria discreta, Fett 7.
—— eutypa, Fett 7.
—— inquinans, Sporenejaculation 102.
—— Lemaneae 232.
—— —— Sporenejaculation 90, 101.
—— obducens, Sporenejaculation 102.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— oblitescens 265.
—— praecox, Keimung 125.
—— —— Sporenbau 111.
—— Scirpi, Sporenbau 106*, 110, 11[illegible].
—— —— Sporenejaculation 90, 100*.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— Stigma, Fett 7.
Sphaeriaceen, Gonidienbildung 71.

Sphaeriaceen, Sporenbau 110.
—— Sporenejaculation 91.
Sphaeriae compositae 201.
Sphaerobolus 351, 354, 355, 357, 365.
—— Fett, gefärbtes 8.
—— Mycelstränge 23.
—— stellatus 352.
Sphaeromphale 208.
—— Hymenialalgen 430, 432.
Sphaerophoron 209.
—— coralloides, Gonidien 428*.
—— —— Incrustation 439.
—— —— Sporenentleerung 103*.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— Sporenentleerung 103*, 105.
—— Thallusbau 435, 437.
Sphaeropsideen 272.
Sphaeropsis 273.
Spheconisca 448.
Sphyridium 216.
—— fungiforme 240.
—— placophyllum 240.
Spicaria 266.
Spilonema 262.
—— Thallusbau 442.
Spilosphaeria 273.
Spindelstäbchen der Bacterien 494.
Spinellus 164.
Spirillum 492, 494, 496, 511.
—— amyliferum 491, 497.
Spirochaete 494, 496.
—— Obermeyeri 528.
Spora 138, 141.
Sporae cellulosae 105.
—— compositae 105.
—— multiloculares 105.
Sporangien (Sporangium) 78, 140, 141, 343.
—— der Mycetozoen 462, 467.
Sporangiolen 164.
Sporen 47, 63, 130, 134, 138.
—— der Bacterien 498.
—— Fett 7.
—— Keimfähigkeit 368.
—— Keimung 117.
—— Keimungsbedingungen 374.
—— mehrzellige 105.
—— der Mycetozoen 453, 475.
—— Resistenz 371.
—— Ruhezustand 370.
—— septirte 72, 105.
—— zusammengesetzte 105.
Sporenablösung 73.
Sporenabschleuderung 77.
Sporenabschnürung 73.
Sporenanhängsel 110.
Sporenbau 107.
Sporenbehälter 51.
Sporenbildung, ästig-kettenförmige 70.
—— der Bacterien 496, 502.
—— einfach-kettenförmige 70.
—— endogene 78.
—— der Mycetozoen 463.
—— durch Querzergliederung 71.
Sporenbildung, simultane 66.
—— succedane 66.
—— sympodiale 69.
Sporenentleerung 87.
Sporenentwickelung 64 (vgl. auch Sporenbildung).
—— acrogene 65.
—— intercalare 65.
—— durch freie Zellbildung 64.
—— —— Zelltheilung 64.
Sporenfrüchte 131, 200, 259.
Sporengruppen 106.
Sporenhaut, chemische Beschaffenheit 111.
Sporeninitialzelle 105.
Sporenkeimung 117.
Sporenköpfchen 67, 70.
Sporenlager 51.
Sporenmutterzellen 51, 63, 105.
Sporenreife 72.
Sporenschicht 51.
Sporenschläuche 81.
Sporenträger 47, 65.
—— der Mycetozoen 462.
Sporidesmen 106.
Sporidesmium (Sporidesmieen) 248.
—— Sporen 72.
Sporidien (Sporidia) 118, 141, 191
—— Keimfähigkeit 369.
Sporoblasten 106.
Sporocadus 273.
Sporocarpium 131.
Sporodinia 159, 160, 161, 163, 164.
—— grandis 159, 163, 166.
—— Resistenz der Sporen 371.
—— Ruhezeit der Sporen 370.
Sporophore der Mycetozoen 462.
Sporophyt 131.
Sporormia fimetaria, Sporen 107.
Sporula 141.
Spritzmechanismus 77, 91.
Sprossgemmen 167.
Sprosskeimung 118.
Sprosspilze 4*, 6, 64.
Sprosspilzform 4*, 6, 289.
Sprosspilzkeimung 124.
—— der Ustilagineen 193.
Sprosspilzschleim 11.
Sprosspilzwachsthum 168.
Sprosszellen 64.
Spumaria 470, 474.
Spumella vulgaris 513.
Stäbchenform der Bacterien 357, 494.
Stammbaum der Pilze 362, 366.
Steganosporium 273.
Stemoniteen 459, 468, 473, 475.
Stemonitis 455, 464, 465, 467, 472, 474.
—— ferruginea, Sporangienbildung 465*.
—— fusca 460.
Stephensia 212.
Stereocaulon, Algen des Thallus 440.
—— Podetien 432.
—— ramulosum, Algen des Thallus 427*.

Stereum 327, 328. (Vgl. Thelephora).
—— Fruchtbau 60.
—— hirsutum, Fett 8.
—— —— Fruchtbau 61.
—— —— Fruchtentwickelung 56, 57*.
—— —— Parasitismus 413.
—— —— Wachsthum, periodisches 60.
—— rubiginosum 327.
—— tabacinum 327.
Sterigma 65.
Sterigmata der Spermatien 260.
Sterigmatocystis 222, 277.
—— Parasitismus 397.
Stichococcus im Flechtenthallus 427.
Sticta, Algen des Thallus 440.
—— aurata, Incrustation 439.
—— —— Thallusbau 437.
—— crocea, Incrustation 439.
—— fuliginosa, Thallusbau 434*.
—— glomulifera, Algen des Thallus 440.
—— Incrustation des Thallus 439.
—— pulmonacea, Thallus 203*.
—— —— Thallusbau 437.
—— Thallusbau 437.
Stictina, Algen des Thallus 440.
Stictosphaeria 207, 236, 262.
—— Hoffmanni 280.
—— Sporenentleerung 104.
Stiel der Hymenomyceten-Fruchtkörper 310.
Stigmatea 265.
Stigmatomma cataleptum, Entstehung des Thallus 430.
—— —— Hymenialalgen 430, 432.
Stigmatomyces Baeri 284.
—— —— Entwickelung 285*.
—— Muscae, Entwickelung 285*.
Stigonema im Flechtenthallus 428.
Stilbospora 273.
—— Sporen 72.
Stilbum 30, 273, 359.
Stipes 310.
Stratum corticale 434.
—— gonimon 448.
—— medullare 434.
Strauchflechten 432.
Streifung der Sporenmembran 108.
Stroma 51, 200.
Stützschlauch 65.
Stylosporen 166, 244, 259, 267, 301.
Stysanus 273.
Subhymenialgewebe 324.
Subhymenialschicht 202, 232, 324.
Suspensor 160.
Symbiose 381.
Synalissa symphorea, Algen des Thallus 427*.
—— Thallusbau 444, 445*.
Syncephalis 157, 165, 166.
—— curvata 163.
—— furcata 165.
—— Haustorien 21.
—— Mycelium, secundäres 48.
—— nodosa 161, 163.
Syncephalis, Parasitismus 386, 390, 414.
—— Sporenbildung 72, 127.
Synchytrium 174, 180, 182, 183, 479.
—— Anemones, Sporenruhe 370.
—— aureum 181.
—— —— Sporenruhe 370.
—— Keimfähigkeit 374.
—— Parasitismus 389, 390, 391, 393, 395, 422.
—— Sporenruhe 370.
—— Stellariae 182.
—— —— Fortpflanzung 181*.
—— Succisae 182.
—— Taraxaci 181.
—— —— Sporenruhe 370.
Synechoblastus 214.
—— Thallusbau 443.
System der Pilze, Uebersicht 142.
Syzygites 163.

Taphrina 286.
—— Keimung 125.
Tarichium 172.
Tela contexta 5.
Teleutogonidien 304.
Teleutosporen 301, 364.
—— Ruhezustand 370.
Terfezia 210.
Terminologie der Pilze 138, 141.
Tetrachytrium triceps 183.
Thalloidima candidum, Kalkoxalat 439.
—— —— Thallusbau 435.
Thallus 1.
—— crustaceus 432.
—— filamentosus 432.
—— foliaceus 432.
—— frondosus 432.
—— fruchttragender 200.
—— fruticulosus 432.
—— Gliederung 18.
—— lepodes 432.
—— placodes 432.
—— thamnodes 432.
—— Verzweigung 1.
Thamnidium 164.
—— elegans 163.
—— Sporenentleerung 87, 89.
Thamnolia, Incrustation 439.
—— Thallusbau 436.
—— vermicularis, Kalkoxalat 439.
Thamnomyces 201.
—— Verzweigung 54.
Thecae 81.
Thecaphora 190.
—— hyalina 192.
—— Lathyri 192, 194.
Thecasporen 140.
Theilsporen 106.
Thelephora crocea, Mycelhäute 23.
—— hirsuta, Membranen 13.
—— —— Mycelhäute 23.
—— Membranen 13.

Thelephora mesenterica, Gallertmembranen 14.
—— Mycelhäute 23.
—— Perdix 332.
—— —— Parasitismus 413.
—— setigera, Mycelhäute 23.
—— suaveolens, Mycelhäute 23.
Thelephoreen 311, 358, 363.
—— Mycelhäute 23.
Thelidium minutulum 242.
—— —— Algen des Thallus 440.
—— —— Entstehung des Thallus 431.
—— —— Keimung 429*.
—— —— Perithecien 206.
—— —— Thallusbau 441*.
Thermotropismus der Plasmodien 485.
Thyrea pulvinata, Thallusbau 445*.
—— Thallusbau 444.
Tilletia 186, 188, 191, 193, 195, 196.
—— Caries 194.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Keimung 191*.
—— —— Parasitismus 414.
—— —— Resistenz der Sporen 372.
—— Parasitismus 395.
Tinea 404.
Tissu hyménial 326.
Tolyposporium Junci 192.
Torula 273.
Träger der Zygosporen 160.
Trama 324, 333.
Trametes Pini 325, 327, 328, 331, 332.
—— —— Membranen 13.
—— —— Mycelhäute 23.
—— —— Parasitismus 413.
—— —— Wachsthum, Dauer 54.
—— —— ——, periodisches 60.
—— radiciperda, Fermentausscheidung 381.
—— —— Parasitismus 412.
Transmutation des Wirthkörpers 425.
Tremella 330.
—— Cerasi 330, 356.
—— foliacea 330.
—— Gallertmembranen 14.
—— mesenterica 356.
—— Sporenbildung 66.
—— violacea 330.
Tremellinen 293, 309, 311, 321, 324, 327, 329, 354, 356, 363.
—— Fett 8.
—— Gallertmembranen 10.
—— Gemmen 64, 65.
—— Keimungsbedingungen 376.
Tremellodon 311, 330.
—— gelatinosus, Haarbildungen 62.
Trentepohlia im Flechtenthallus 427, 428*.
Trichia 464, 467, 468, 471, 473, 474.
—— chrysosperma 472, 475.
—— —— Capillitium, Sporen 471*.
—— fallax 464, 471, 472, 473, 475.
—— —— Capillitium, Sporen 471*.
—— furcata 475.
—— pyriformis 475.
Trichia rubiformis 483.
—— Serpula 467.
—— varia 467, 472, 475, 483.
—— —— Keimung, Schwärmer 454*.
Trichiaceen 459, 475.
Trichieen 470.
Trichogyn 214, 227, 230, 233, 253, 257.
Trichophyton tonsurans, Parasitismus 404.
Trichothecium roseum, Parasitismus 408.
—— —— Resistenz der Sporen 372.
—— Sporen 72.
Triphragmium 303, 305.
—— echinatum, Parasitismus 385.
—— —— Sporenbau 107.
—— Sporen 106.
—— Ulmariae, Parasitismus 385.
Trophoplasten 7.
Trophotropismus der Plasmodien 484.
Trüffeln 211.
—— Glycogon 6.
Tuber 210, 211.
—— aestivum 210.
—— —— Sporenbau 107.
—— —— Sporenentwicklung 85.
—— Asci 81.
—— brumale, Sporenentwicklung 85*.
—— dryophilum 211.
—— excavatum 211.
—— Keimungsbedingungen 377.
—— melanosporum 210.
—— —— Sporenbau 107.
—— —— Sporenentwickelung 85.
—— mesentericum 211, 212.
—— rapaeodorum 211, 212.
—— rufum, Fruchtkörper 211*.
—— Sporenzahl 85.
Tuberaceen 209, 210.
—— Hyphengeflecht 4.
—— Schnallen 19.
—— Sporenentleerung 104.
Tubercularia 273.
—— vulgaris 265.
Tubuli 311.
Tubulinen 483.
—— Keimungsversuche 453.
Tubulus des Peritheciums 206.
Tuburcinia 189, 190, 191.
—— Trientalis 193, 194, 195, 196.
—— —— Keimfähigkeit 370, 374.
—— —— Parasitismus 392, 420.
—— —— Sporenruhe 370.
Tulostoma 309, 335, 351.
—— Capillitium 13.
—— mammosum, Basidien 334*.
—— —— Fruchtkörper 352*.
—— peduncul osum, Sclerotien 44.
Tüpfel 14.
—— der Sporenhaut 109.
Tympanis 265.
—— conspersa, Spermogonien 260*.
—— —— Sporenzahl 84.
—— saligna, Sporenzahl 84.
Typhula 354.

Typhula caespitosa, Sclerotium 44.
—— erythropus, » 44.
—— Euphorbiae, » 34, 44.
—— graminum, » 34, 44.
—— gyrans, Fruchtanfang 52.
—— —— Gallertmembranen 10.
—— —— Membranen 13.
—— —— Sclerotium 32, 34, 35*, 36, 37, 39, 41, 44.
—— lactea, Sclerotium 44.
—— phacorrhiza, Sclerotium 34, 35*, 39, 44.
—— Schnallen 2.
—— Todei, Sclerotium 44.
—— variabilis, Entwickelung des Fruchtkörpers 55.
—— —— Sclerotium 31, 34, 36, 39, 40, 44.
—— Wachsthum des Fruchtkörpers 55.

Ulothrix im Flechtenthallus 427.
Umbilicaria pustulata, Dickenwachsthum des Thallus 438.
—— Sporenzahl 84.
Uncinula spiralis 245.
Urceolaria cinerea, Thallusbau 436.
—— scruposa, Kalkoxalat 439.
Uredineen 130, 142, 295, 310.
—— aecidienbildende 296.
—— Fett, gefärbtes 8.
—— Fruchtbau 60.
—— Gonidienträger 53.
—— Haustorien 21.
—— Keimfähigkeit 369, 374.
—— Keimporen 109.
—— Keimung 122.
—— Keimungsbedingungen 375.
—— Parasitismus 385, 387, 390, 393, 395, 415, 416, 418, 420, 422, 423.
—— Sporen, Abschnürung 76*.
—— —— Bau 108, 114.
—— —— Resistenz 371.
—— —— Ruhe 370.
—— tremelloide 296, 306, 363.
Uredo 301.
—— Symphyti 305.
Uredogonidien 304.
Uredolager 301.
Uredosporen 301.
—— Bau 108*.
—— Bildung 65.
—— Keimfähigkeit 369.
—— Keimung 120.
Urocystis 186, 189, 191.
—— occulta 195.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Parasitismus 421.
—— Sporenbau 111.
—— Violae 193, 195.
Uromyces 304, 305.
—— appendiculatus, Keimung 388*.
—— —— Keimung der Sporidien 391*.
—— —— Parasitismus 416.
—— Behenis 303.
Uromyces Cestri 303.
—— Dactylidis, Parasitismus 416.
—— Phaseolorum 303.
—— —— Parasitismus 416, 418.
—— Pisi, Parasitismus 395, 416, 420.
—— Scrophulariae 303.
—— scutellatus, Parasitismus 395.
—— Sporen 105, 106.
—— —— Ablösung 73.
—— —— Bildung 65, 66.
—— tuberculatus, Parasitismus 385.
—— Viciae 300.
Usnea barbata, Algen des Thallus 428*.
—— —— chemische Eigenschaften 438.
—— —— Incrustation 439.
—— —— Soredien 446*.
—— —— Thallus 203*.
—— —— Thallusbau 433*.
—— Thallusbau 435, 436, 437.
Ustilagineen 130, 142, 186, 193.
—— Haustorien 21.
—— Keimfähigkeit 369.
—— Keimungsbedingungen 376.
—— Parasitismus 385, 389, 391, 395, 414, 419, 421, 422.
—— Sporen, Bau 108, 109.
—— —— Ruhe 370.
Ustilago 188.
—— antherarum 193.
—— Carbo 193, 195, 196.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Keimung 192*.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Parasitismus 395.
—— —— Resistenz der Sporen 372.
—— Cardui 192.
—— Crameri, Keimfähigkeit 369.
—— destruens 192, 193, 195.
—— —— Keimfähigkeit 369.
—— —— Keimungsbedingungen 375.
—— —— Resistenz der Sporen 372.
—— flosculorum 192.
—— hypodytes 186, 189.
—— —— Parasitismus 421.
—— Ischaemi 189.
—— —— Sporenbildung 72.
—— Kolaczeckii, Keimfähigkeit 369.
—— Kühniana 192, 193.
—— longissima 187, 193, 197.
—— —— Keimung 192*.
—— Maidis 193, 195.
—— olivacea 187.
—— Rabenhorstiana, Keimfähigkeit 369.
—— receptaculorum, Sporenbau 109.
—— Tragopogonis 186, 196.
—— —— Keimung 192*.
—— —— Parasitismus 421.
—— —— Sporenentwickelung 189*.
—— Tulasnei, Keimfähigkeit 369.
—— utriculosa 192.
—— Vaillantii 191, 193.
Ustulina 201, 236, 265, 269, 281.
Uterus 332.

Vacuolen 6, 457.
Valsa ambiens 280.
—— —— Sporenzahl 85.
—— nivea, Spermogonien 260*.
—— —— Sporenzahl 85.
—— salicina, Sporenzahl 85.
—— Sporenbau 110.
Valseen 206, 207.
—— Sporenentleerung 104.
Vampyrella 481, 488.
—— pendula 481.
—— Spirogyrae 481.
—— vorax 481.
Variolaria 447.
Vegetationsbedingungen, allgemeine 378.
Veines aërifères 211.
—— aquifères 211.
Velum 312, 314.
—— partiale 312.
—— universale 312.
Venae externae 211.
—— internae 211.
—— lymphaticae 211.
Verbreitung des Parasiten im Wirthe 418.
Vergallertung der Membranen 10.
—— bei Bacterien 493.
—— bei Sporenabschnürung 73.
Verholzung der Membranen 9.
Verklebung der Hyphen 4.
Verkorkung der Membranen 9.
Verlust der Ascomycetenfrüchte 274.
Vermicularia 273.
—— Fett 7.
—— minor, Sclerotium 44.
Verpa 204.
Verrucaria 207, 208, 241.
—— Algen des Thallus 440.
—— carpinea 267.
—— Gibelliana 267.
Verrucarieen 262.
Verschleimung der Membranen 10.
Verschmelzung von Hyphen 2*.
Verticillum 266, 270, 273.
Verwachsung von Hyphen 4.
Verwandtschaftsbeziehungen der Bacterien 512.
—— der Mycetozoen 477.
—— der Pilze 362, 366.
Verwundung der Sporen, Einfluss auf Keimfähigkeit 371.
Verzweigung bei Bacterien 495.
—— des Thallus 1.
Vibrio 494, 496, 511.
Vibrionen 494.
Vorformen der Ascusfrüchte 265.
Vorhang 314.
Volva 312.
Volvaria 315, 318, 320.

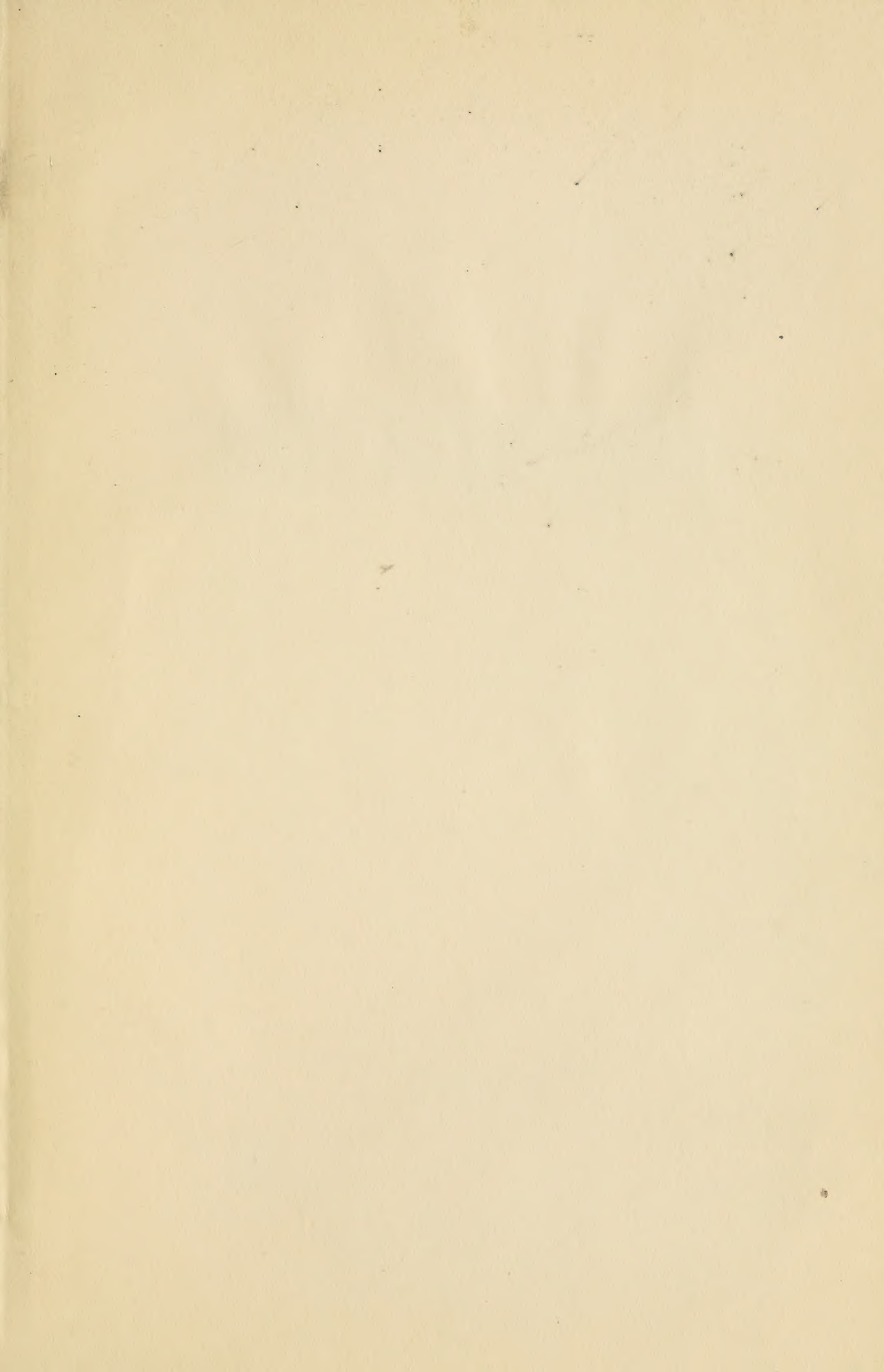
Wachsthum der Parasiten 394.
—— der Pilzkörper 3, 53.
Warzen der Fruchtkörper 62.
Wasserentziehung, Einfluss auf Keimung 371.
Wassergehalt 6.
Wasserzufuhr als Keimungsbedingung 375.
Wechselgenerationen 133, 134.
Weinhefe 290.
Wirkung des Parasiten auf den Wirth 394.
Wirth, Reaction gegen Parasiten 394.
Wirthpflanzen 384.
Wirthverlassen 417.
Wirthwechsel 416.
Woronina 173, 182, 183, 479.
—— Parasitismus 424, 425.
Woronin'sche Hyphe 215, 236.
Wundinfectionskrankheiten 526.
Wurzelfilz 48.
Wurzelhaare 48, 57, 63.

Xylaria 201, 207, 215, 255, 265, 281.
—— bulbosa, Sclerotium 44.
—— Fruchtkörper, Entwickelung 59.
—— —— Wachsthum 53, 54.
—— pedunculata, Sporenbau 110.
—— —— Sporenmembran, chemisches Verhalten 113.
—— polymorpha, Fruchtentwickelung 234*.
—— —— Sporenentwickelung 84.
—— Verzweigung 54.
Xylarieen 265, 269.
—— Sporenentleerung 104.
Xyloma 45, 205.
Xylostroma 23.

Zahn-Caries 510.
Zelle, ascogene 225.
Zellformen der Bacterien 494.
Zellkern 6.
—— bei Bacterien 492.
—— bei Mycetozoen 458.
Zellmembran 8
—— der Bacterien 492.
—— gelatinöse 10.
—— schleimige 10.
—— sclerotische 9.
—— verholzte 9.
—— verkorkte 9.
Zeora 242.
Zoogloea 493, 495, 496.
Zoosporen 115.
Zunderschwamm, Hyphengeflecht 4.
Zwischensubstanz im Mucorinen-Sporangium 80.
Zygochytrium 157, 163, 168, 182.
—— aurantiacum 168.
Zygomyceten 142, 157.
—— Sporenruhe 370.
—— Thallus 1.
Zygosporen 139, 157.
—— Bildung 159.
—— Ruhezustand 370.







Date Due

